Eigenschaften von zwei Tagesrhythmen bei Schaben

der Arten *Leucophaea maderae* (Fabricius)
und *Blaberus fuscus* (Burmeister)

DISSERTATION

zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

dem Fachbereich Biologie
der Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen

vorgelegt von

Gottfried Wiedenmann

aus Wedel/Holst.

1978

78 374

Eigenschaften von zwei Tagesrhythmen bei Schaben

der Arten *Leucophaea maderae* (Fabricius) und *Blaberus fuscus* (Burmeister)

DISSERTATION

zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

dem Fachbereich Biologie
der Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen

vorgelegt von

Gottfried Wiedenmann

aus Wedel/Holst.

1978

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Tag der mündlichen Prüfung	15.6.1978
Dekan	Prof. Dr. K.-P. Hadeler
1. Berichterstatter	Univ. Doz. Dr. W. Engelmann
2. Berichterstatter	Prof. Dr. E. Bünning

Beim Abschluß dieser Arbeit möchte ich besonders Dank sagen:

... Wolfgang Engelmann - er regte das Thema an und unterstützte mich, wo er konnte
... Maroli K. Chandrashekaran - ohne ihn wäre aus dem Anfang ein schnelles Ende geworden
... Irene Bollig, Jaako Lumme, Martin Schrempf, Ioannis Tsitsipis und den anderen Mitgliedern unserer Arbeitsgruppe - ohne ihre Hilfsbereitschaft und anregende Diskussion wäre es nicht gegangen
... Frau Karl, Frau Uhle und den Herren Bühler, Leanyvari, Schuler und Weidle in den Werkstätten des Instituts für Biologie I - ihre Tätigkeit, ihr Entgegenkommen, ihre Erfahrung und ihre Anregungen sind fester Bestandteil dieser Arbeit
... meinen Eltern - sie wirkten in der Stille
... und allen, mit denen ich während dieser Zeit zusammen war und die so zur Fertigstellung dieser Arbeit beigetragen haben.

Die Arbeit wurde durch Stipendien und Kredite nach dem Graduierten-Förderungs-Gesetz an mich und aus Mitteln der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Schwerpunktprogramm "Biologie der Zeitmessung") an Dr. Wolfgang Engelmann (En 42/14, En 42/18, En 42/19) unterstützt.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41536511_0034

"Woran arbeiten Sie?"
wurde Herr K. gefragt.
Herr K. antwortete:
"Ich habe viel Mühe,
ich bereite meinen
nächsten Irrtum vor."

Bertolt Brecht

INHALTSVERZEICHNIS

A Einleitung 1

B Material und Methoden 3

C Ergebnisse 9

I. Allgemeines und Randbedingungen der Laufaktivität 9
Larven 9
Adulte Weibchen 10
Adulte Männchen 11
Freilaufende LARh. unter verschiedenen Konstantbedingungen 11
Beeinflußbarkeit der Laufaktivität 18

II. Die Beeinflussung der Laufaktivitätsrhythmik durch cyclische Faktoren 21
Resynchronisation im LD und GD 22
Die Wirkung von RD 23
RD und zusätzliche Zeitmarke (Schütteln) 26

III. Auf der Suche nach dem Singularitätspunkt: Die Wirkung von pulsförmigen Störungen auf die LARh. 29
Temperaturpulse 30
Tiefe Temperaturen 30
Hohe Temperaturen 31
Lichtpulse 32

IV. Kutikularhythmik 39

D Diskussion 47

E Zusammenfassung 77

F Literaturverzeichnis 79

G Anhang

Es werden die folgenden Abkürzungen benutzt:

LARh.	:	Laufaktivitätsrhythmik
KRh.	:	Kutikularhythmik
PRC	:	Phasenresponsekurve
LP	:	Lichtpuls
DD	:	Dauerdunkel
LL	:	Dauerlicht (weiß)
LD	:	Licht-Dunkel-Wechsel (weiß)
DL	:	inverser LD
RR	:	Dauerrotlicht
RD	:	Rotlicht-Dunkel-Wechsel
GD	:	Grünlicht-Dunkel-Wechsel
φ	:	Phase
$\Delta\varphi$	:	Phasenverschiebung
ψ	:	Phasenwinkel
τ	:	Freilaufperiode
$\Delta\tau$	:	Veränderung der Freilaufperiode

A EINLEITUNG

Die Steuerung von tagesperiodisch ablaufenden Phänomenen, die mit nur wenigen Ausnahmen im gesamten Organismenreich vorkommen, wurden in der Literatur häufig - implizit oder explizit - auf gleiche physiologische Prinzipien zurückgeführt: auf die *"physiologische Uhr"* (BÜNNING 1958a). Sie gilt als zentraler Steuermechanismus für die verschiedensten peripheren Abläufe. Nach der sog. BÜNNING-Hypothese (1936, 1960 u.a.) werden auch photoperiodische Reaktionen durch "die" physiologische Uhr gesteuert. BOLLIG (1974) stellte dies jedoch auf Grund ihrer Untersuchungen beim Vergleich der photoperiodischen Reaktion und der Blattbewegung von *Pharbitis* in Frage. Beide "Zeiger" der "Uhr" scheinen zwar von einem circadianen System getrieben zu werden, aber nicht von demselben.

WEVER (1973) interpretiert Ergebnisse am Menschen (interne Desynchronisation) durch mehrere Oszillatoren, die mit unterschiedlicher Gewichtung verschiedene Körperfunktionen steuern. Bei der Grille *Teleogryllus* findet LOHER (1974) eine gemeinsame tagesperiodische Steuerung der Bildung von Spermatophoren und Stridulation. Diese beiden tagesperiodischen Abläufe haben jedoch den Nachteil, daß sie ökologisch eng zusammengehörige Zeiger der Uhr sind, die sicherlich über gleiche Steuersysteme laufen.

Die Schabe *Leucophaea maderae* bietet dagegen die Möglichkeit, die Fragestellung in diesem Punkt kritischer zu bearbeiten. Sie zeigt zwei methodisch relativ leicht handhabbare Tagesrhythmen: die Laufaktivitätsrhythmik (ROBERTS 1960, 1962; LIPTON und SUTHERLAND 1970a) und - wie viele andere Insekten (Zusammenf. NEVILLE 1967a, 1975) - eine tagesperiodische Schichtenbildung in der Endokutikula. Diese wird etwa in den ersten 14 Tagen nach der Häutung angelegt.

Wie wirken Außenfaktoren auf diese beiden voneinander unabhängigen Tagesrhythmen? Wenn sie in beiden Fällen Zeitgeber* sind und gleiche Reaktionen induzieren, wäre das ein starker Hinweis auf ein gemeinsames Steuerzentrum.

Ein unterschiedliches Verhalten würde für mindestens zwei getrennt schwingende Systeme sprechen, während ein einziger "basic

---

** Nach Aschoff (1954) "außerhalb eines Organismus liegende Faktoren, die eine biologische Periodik synchronisieren, nicht aber unmittelbare Ursache für sie sind".*

oscillator" nur mit komplizierenden Zusatzannahmen erklärbar wäre:

1. Es ist eine Uhr mit verschieden reagierenden Kopplungsmechanismen zu je einem der beobachtbaren Zeiger vorhanden.
2. Die gebotenen Versuchsbedingungen greifen nicht zentral am Schwinger, sondern peripher zwischen Uhr und Zeiger an.

In PRC's wird die Reaktion eines selbsterregt schwingenden Systems auf Störungen in Abhängigkeit von der Phase dargestellt (MEYER und GUICKING 1974). Mit ihnen ist es möglich, eine Rhythmik auf Eigenschaften ihres zugrundeliegenden Oszillators zu testen, so daß Punkt 2. gegenstandslos wäre.

Da das Auflösungsvermögen bei der Kutikularhythmik nicht sehr groß ist, scheint es sinnvoll, das Aufstellen der PRC's an der Laufaktivitätsrhythmik durchzuführen und die vergleichenden Experimente mit der KRh. auf die Bereiche der stärksten Effekte zu beschränken.

Ein besonders kritischer Test der angegebenen Alternativen ist das totale Ausschalten der Rhythmik. WINFREE (1970a,b) beschreibt hierfür eine Methode, mit der ein schwingendes System zu einer bestimmten Phase T* mit der Störung S* in einen phasenlosen Zustand gebracht wird. Dieser "Singularitätspunkt" wurde bereits für verschiedene circadiane Rhythmen nachgewiesen (WINFREE 1970a, b; ENGELMANN et al. 1973). T* und S* sind sehr spezifische Werte, die aus sog. "schwachen" und "starken" PRC's ableitbar sind. Eine Übereinstimmung beider Werte für verschiedene Oszillatoren wäre höchst unwahrscheinlich.

In Bezug auf die Kutikularhythmik hat diese Methode einen weiteren Vorteil: Arrhythmie dürfte ohne Schwierigkeit von einer rhythmischen Schichtenbildung zu unterscheiden sein.

Die Laufaktivität von Schaben, deren optische Lappen zerstört bzw. vom Zentralgehirn abgetrennt wurden, zeigt keine Rhythmik mehr (NISHIITSUTSUJI-UWO und PITTENDRIGH 1968a; ROBERTS 1974; SOKOLOVE 1975). Daraus wurde abgeleitet, daß der circadiane Oszillator für die Laufaktivität in den optischen Lappen lokalisiert ist. Ein Fehlen der Tagesperiodik in der Endokutikula von bilobektomierten Tieren wäre ein Beweis für die zentrale Steuerung beider Rhythmen. Getrennte Systeme würden bei unveränderter Kutikularhythmik und arrhythmischer Laufaktivität vorliegen.

In der vorliegenden Arbeit werden die Reaktionen der beiden Rhythmen auf verschiedene Außenfaktoren (Konstantbedingungen, Licht-

Dunkelzyklen, pulsförmige Störungen und zusätzlich Bilobektomie) dargestellt, daraus die Eigenschaften der zugrundeliegenden Oszillatoren abgeleitet, diese charakterisiert und verglichen.

B Material und Methoden

Für den größten Teil der Untersuchungen wurden Schaben der Art *Leucophaea maderae* (FABRICIUS) benutzt. Sie wurden im Institut für Biologie I seit mehr als 10 Jahren in Massenzuchten unter LD 12 : 12 gehalten. Seit 1973 wurden auch einzelne Würfe von frischgeschlüpften Jungtieren jeweils getrennt aufgezogen und weitergezüchtet. Die Experimente mit der *Laufaktivitätsrhythmik* wurden hauptsächlich an männlichen Tieren durchgeführt, einzelne Beispiele an Weibchen und Larven werden gesondert behandelt. Die Laufaktivitätsrhythmik wurde in einem verbesserten Laufrad nach LOHMANN (siehe LIPTON und SUTHERLAND, 1970a) registriert (Abb. B 1 A). Dem Tier stehen Futter (1) (Latz Hundekuchen) und Wasser (aqua dest. über feuchten Docht) (2) ständig zur Verfügung. Läuft das Tier, so dreht sich die Rolle. Ein an ihr befestigter Magnet (4) schließt kurzfristig einen Magnetschalter, wodurch die Schreibfeder eines Kanals am Esterline Angus Ereignisschreiber (B) ausschlägt. Es standen 40 Kanäle zur Verfügung. Das Aktogramm eines Tieres entsteht, indem der Papierstreifen eines Kanals so untereinander auf eine Pappe (C) geklebt wird, daß gleiche Tageszeiten untereinanderliegen. Als Bezugspunkt für die Lage der Rhythmik (Phasen-Referenzpunkt φ_R, PITTENDRIGH 1965) dient der Aktivitätsbeginn. Der Abstand zwischen zwei aufeinanderfolgenden Bezugspunkten ist die Periodenlänge. Sie wurde mit einer Schablone über jeweils 10 bis 20 Tage gemittelt (Abb. B 2). Einige Laufaktivitätsmuster von Larven wurden mit "timesdia" (MARTIN et al. 1977) auf ihre Rhythmik hin untersucht.*

Die LARh. wurde anfänglich in verschiedenen Kammern mit unterschiedlichen Lichtprogrammen und Temperaturen (20°C, 25°C) registriert. Die Hauptuntersuchungen wurden in einer Klimakammer bei einer Temperatur von 28°C ± 1° durchgeführt. Ein zur Kammer unter-

---

* *Ich danke Dr. W. Martin, Bonn, sehr herzlich für seine Hilfe bei der Auswertung.*

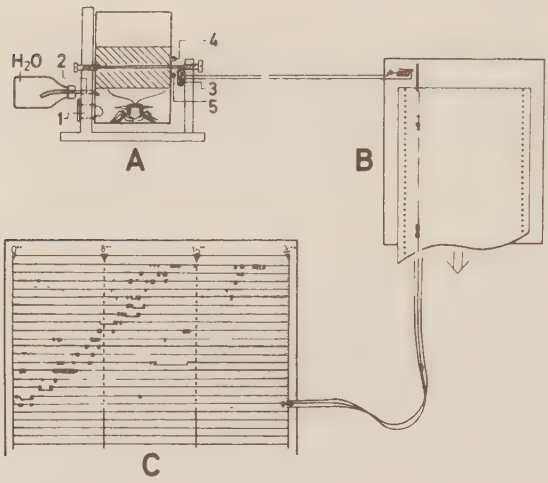


Abb. B 1
Die Methode zur Registrierung der Laufaktivität
A Laufrolle, 1 Futter, 2 Wasser (feuchter Docht), 3 Magnetschalter, 4, 5 Magnet, Gegengewicht (saßen in der ursprünglichen Version am äußeren Rand des Laufrades)
B Esterline Angus Ereignisschreiber (20 Kanäle)
C Aktogramm einer Einzelschabe

schiedliches Lichtprogramm wurde unter Beibehaltung der Temperatur (Durchpumpen der Außenluft) in einem lichtdichten Schrank gegeben. Die Laufrollen von Tieren mit gleichem Lichtprogrammen stehen - räumlich nicht voneinander getrennt - unter der gleichen Lichtquelle. Ein körperlicher Kontakt der Tiere ist jedoch nicht möglich.

Es wurden folgende Lichtprogramme gegeben:
Konstantbedingungen: Dauerdunkel (DD), Dauerrotlicht (RR), Licht-Dunkel-Wechsel: Weißlich (LD), Rotlicht (RD), Grünlicht (GD).
Die Emissionsspektren der Lampen und die Durchlässigkeit der benutzten Farbfilter sind im Anhang zusammengetragen. Die unterschiedlichen Intensitäten bzw. Energien (Farblicht) sind bei den einzelnen Versuchen angegeben. Gemessen wurden sie mit einem Optometer Modell 40A von United Detector Technology, Santa Monica, Californien.

Für die Pulsversuche wurde die Periodenlänge auf 360 Winkelgrad normiert. Der Aktivitätsbeginn bezeichnet die Phase $\varphi = 180$ Winkelgrad (das entspricht in einem LD 12 : 12 "Licht aus"). Phasenver-

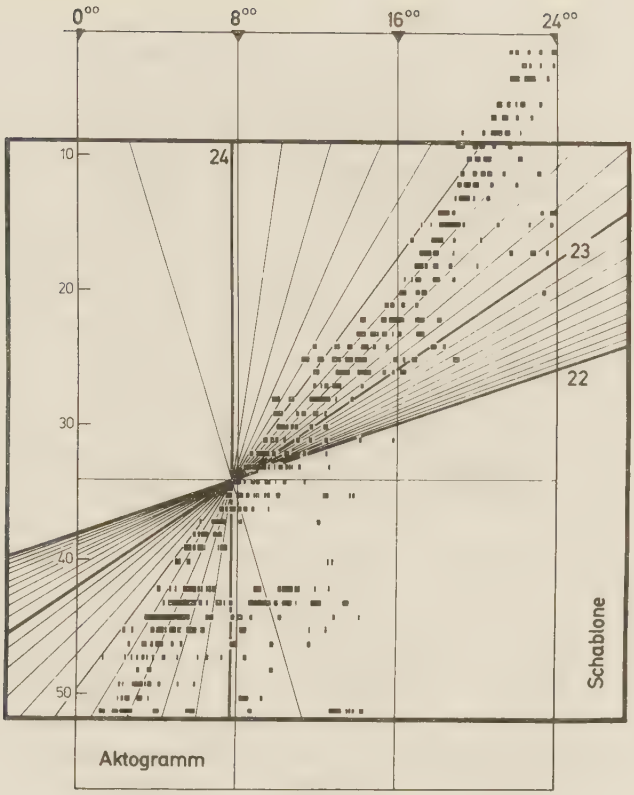


Abb. B 2
Messung der Periodenlänge im Aktogramm durch Auflegen einer Schablone. Die Steigungen entsprechen den Periodenlängen zwischen 22 und 24 Stunden, jeweils in Abständen von 0,1 Std. Die Steigung oberhalb des Schnittpunktes beträgt 23,5 Std., die unterhalb 23,6 Std.

schiebungen nach Pulsen wurden bestimmt, indem der Abstand zwischen dem letzten Aktivitätsbeginn vor dem Puls (über 10 bis 20 Tage gemittelt) und dem in diesen Tag extrapolierten Beginn nach dem Puls gemessen wurde (Abb. B 3).

Pulse mit tiefer Temperatur wurden in einem wärmeisolierten Schrank gegeben; die Lichtbedingungen entsprachen denen der Kammer. In diesem Schrank wurde die Laufrolle mit dem zu behandelnden Tier in ein Vollglasaquarium gestellt, das von Eiswasser umspült wurde. Die Temperatur in dem Aquarium betrug 1°C ± 1°.

Pulse mit hoher Temperatur wurden in einem Trockenschrank gege-

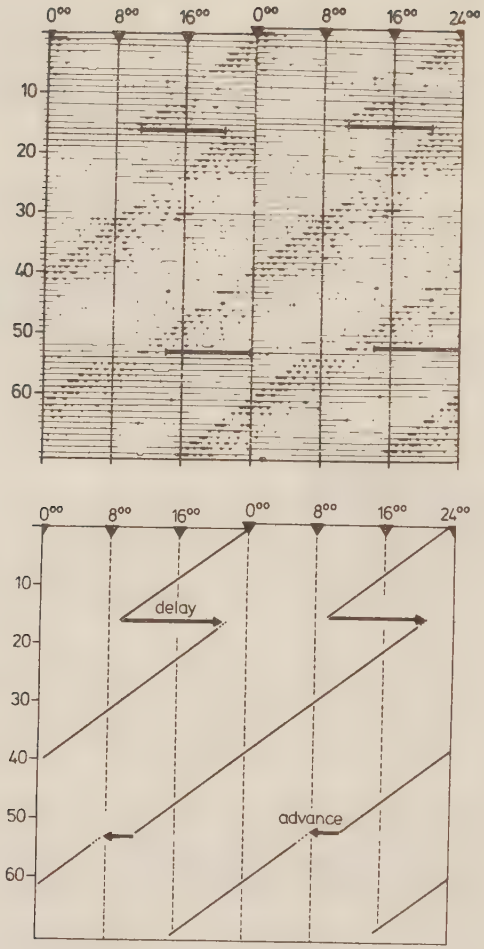


Abb. B 3
Aktogramm von *Leucophaea* (RR, 28°C ± 1°) mit zweimaliger Phasenverschiebung durch Lichtpulse (50.000 lx, 150 Winkelgrad Dauer). Wie in einigen der folgenden Abbildungen wurde das Aktogramm zur besseren Übersicht verdoppelt und der rechte Teil um einen Tag nach oben verschoben.

Tag 16: delay, Tag 53: advance. Im unteren Teil wurde das Aktogramm auf den täglichen Beginn der Aktivität reduziert. Die Steigung der Geraden entspricht einer Freilaufperiodenlänge von 23,1 Std. Die Pfeile zeigen die Phasenverschiebungen an: der Abstand vom letzten Aktivitätsbeginn vor dem Puls bis zum in denselben Tag extrapolierten Beginn nach dem Puls.

ben. Da in Vorversuchen die Sterblichkeitsrate bei höheren Temperaturen als 40°C sehr groß war, wurden diese Versuche bei 39°C durchgeführt. Die Beleuchtung war dieselbe wie in der Kammer.

Für *Dunkelpulse* wurde die Laufrolle eines Versuchstieres in einen lichtdichten Karton gestellt. Eine Veränderung der Temperatur trat dabei nicht auf.

Für die *Lichtpulse* wurden drei Hochenergieprojektoren mit Xenon-Hochdrucklampen (Zeutschel Systematic M 10, Osram XBO= 1600 W/P) (MOHR + SCHOSER 1960) benutzt. Dazu wurden die Tiere in einem lichtdichten Kasten aus der Klimakammer in den Bestrahlungsraum, der auf die gleiche Temperatur eingestellt war, gebracht. Die Anordnung bei der Bestrahlung wurde im Laufe der Versuche verändert (Abb. B 4 a-c). Anfangs wurde das Tier während der Bestrahlung in der Laufrolle belassen, um den Stress möglichst gering zu halten (Abb. B 4 a). Durch Kippen der Rolle wurde eine gleichmäßigere Ausleuchtung erreicht. Gleichzeitig wurde durch Querwände der Raum, in dem sich das Tier bewegen konnte, verkleinert (Abb. B 4 b).

Mit der dritten Anordnung (Abb. B 4 c) wurde der Großteil der Lichtpuls-Versuche durchgeführt (einige mit 90 und 120 Winkelgrad Dauer und alle mit mehr als 120 Winkelgrad). Durch diese Anordnung war es möglich, auch hohe Lichtintensitäten (80.000 lx) zu erreichen, da der Lichtstrahl des Projektors stärker gebündelt und auf eine kleinere Fläche projiziert wurde. Diese ist gleichmäßiger ausgeleuchtet als bei a und b. In der Anordnung c kann sich das Tier nicht umdrehen, so daß es vom Licht immer in derselben Richtung getroffen wird. Die Wassergabe über einen feuchten Docht scheint sehr wichtig zu sein, da ohne diese in den Vorversuchen nur sehr wenige Tiere überlebten. Die durch die Konzentration des Lichtkegels erhöhte Strahlungswärme wurde durch Zwischenschalten einer Kühlwasser-Durchflußküvette verringert. Während sich bei der Anordnung a und b die Temperatur auf durchschnittlich 34°C erhöhte, war sie bei c innerhalb des Schabenbehälters maximal 32°C, meistens jedoch 28°C - 29°.

Die Versuche mit täglichem Schütteln als Störung wurden auf einem Schüttler für Flüssigkeitskulturen durchgeführt. Die Laufrollen der Kontrolltiere wurden für dieselbe Zeit von ihrem Platz entfernt, jedoch nicht geschüttelt.

Für die Untersuchung der Laufaktivität wurden insgesamt 245 Tiere registriert. Sie lebten in der Laufrolle durchschnittlich 168

Tage, die längste Registrierung betrug 579 Tage. Mit demselben Tier wurden bis zu 9 Lichtpulsversuche durchgeführt. Um jede Möglichkeit von "Nach-Effekten" (PITTENDRIGH 1960) auszuschließen, wurden die Pulse in Abständen von mindestens 4 Wochen gegeben. Eine Abhängigkeit der Phasenverschiebung vom Alter des Tieres oder der Anzahl der vorangegangenen Pulsbehandlungen wurde nicht gefunden.

Die Untersuchung der *Kutikularhythmik* wurde hauptsächlich an männlichen *und* weiblichen Tieren der Art *Leucophaea* durchgeführt. Zusätzlich erhielt ich aus dem Zoologischen Institut der Universität Münster bilobektomierte Schaben und Kontrolltiere der Art *Blaberus fuscus* (BURMEISTER)*.

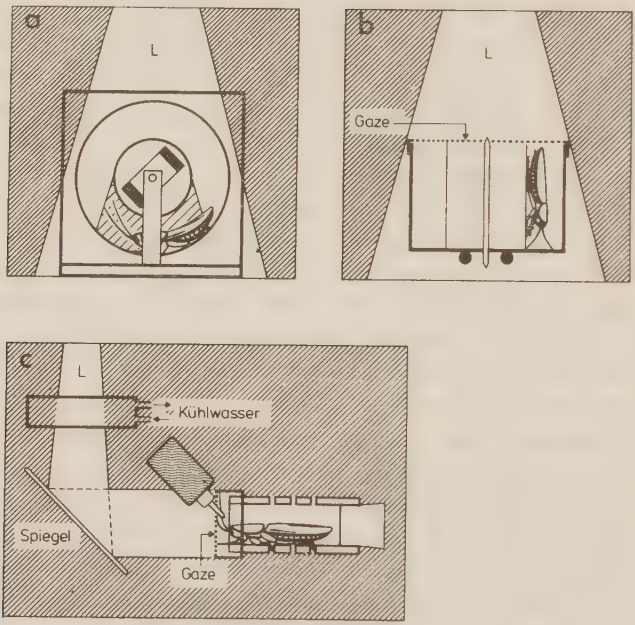


Abb. B 4
Versuchsanordnungen für die Bestrahlung bei Lichtpulsen
a: Laufrolle steht im Lichtkegel des Projektors
b: Laufrolle gekippt
c: Halterung mit Wasserflasche und feuchtem Docht, die bestrahlte Fläche ist verkleinert, die mit der höheren Intensität auftretende stärkere Strahlungswärme wird durch eine eingeschobene Kühlwasserküvette verringert.

---

* *Herrn Lukat danke ich recht herzlich für die Überlassung der von ihm operierten Tiere und Frl. M. Boldt für den Transport der Tiere.*

Zur Untersuchung der Kutikularhythmik wurde den Tieren die Tibia eines hinteren Beines zur Hälfte abgeschnitten. Bei einer zweiten Amputation des gleichen Tieres wurde am selben Bein im Femur-Tibia-Gelenk bzw. etwas oberhalb abgeschnitten. Beim Laufen trat für das Tier keine Behinderung auf, der Beinstumpf wurde wie ein vollständiges Glied bewegt. Bei Zweitamputationen wurden 1 - 2 mm der Tibia oberhalb der ersten Schnittfläche nicht zur Untersuchung benutzt. Durch Vernarbung der Wunde kann in diesem Bereich die Schichtenbildung unregelmäßig sein.

Querschnitte der frischen bzw. tiefgekühlten Tibia wurden durch Handschnitte mit Rasierklingen hergestellt. Die Schichten wurden in einem Zeiss Polarisationsmikroskop mit Photoaufsatz (Zeiss Winkel+ Ikonta) nachgewiesen und an Hand von jeweils 8 - 10 Fotos von verschiedenen Schnitten der gleichen Probe genau bestimmt. (Kodak Pan F 18 DIN, Belichtungszeiten 15 - 60 sec bei unterschiedlicher Stellung der Polarisationsfilter zueinander). Die höchste erkennbare Schichtenzahl wurde als Ergebnis verwendet. (Niedrigere Werte sind durch Verluste bei Präparation und Auswertung erklärbar.) Das ist in Übereinstimmung mit NEVILLE (1963a), DINGLE et al. (1969) und MENZEL et al. (1969).

C ERGEBNISSE

I. ALLGEMEINES UND RANDBEDINGUNGEN DER LAUFAKTIVITÄT

Die *LARh. von Leucophaea-Larven* ist durch LD synchronisierbar. Wie die erwachsenen Tiere sind auch die Larven nachtaktiv. Der Aktivitätsbeginn liegt in der Nähe des "Licht aus" (Abb. C I 1a). Unter Konstantbedingungen (RR) verliert sich die Rhythmik (Abb. C I 1 a-c, a:Tag 5 bis 20). Es können zwar über eine Woche und mehr relativ kontinuierliche Muster in der Laufaktivität auftreten, jedoch sind dann Phasensprünge und Periodenveränderungen häufig.

Durch Zeitreihenanalysen von vier Larven-Aktogrammen (Durchschnittsregistrierzeit: 37 Tage) mit TIMESDIA (MARTIN et al. 1977) konnten keine durchgehenden Perioden bzw. nur solche mit schwacher Signalenergie und geringer Wahrscheinlichkeit gefunden werden. Die Frequenzen gehören einem breiten Spektrum an. Es traten zeitweise

semicircadiane Perioden auf (um 11,65 Std.) (Abb. C I 1c). Circadiane (?) Komponenten sind z.T. angedeutet (19,9 < ♀ < 28,4). Zur Analyse siehe Anhang.

Adulte Weibchen von *Leucophaea* zeigen ein unregelmäßiges Laufaktivitätsmuster (Abb. C I 2).

Etwa 7 - 10 Tage nach der letzten Häutung beginnen sie für 5 - 15 Tage (von Tier zu Tier verschieden) tagesperiodisch aktiv zu werden. Danach bleiben sie für 4 - 5 Wochen fast völlig inaktiv. Ein neuer Abschnitt mit erhöhter Aktivität schließt sich an usf. Häufig liegt 8 - 10 Tage nach Ende der Aktivität eine leere Oothek in der Laufrolle. Da die Tiere sie häufig fressen (F. ENGELMANN 1957), kann es sein, daß sie nicht jedesmal gefunden wurde.

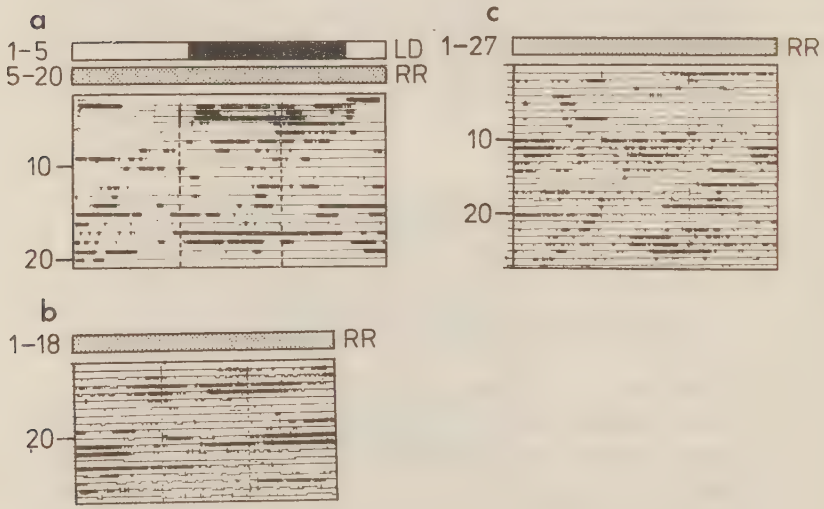


Abb. C I 1a-c
Aktogramme von Larven der Art *Leucophaea*
a. Tag 1 - 5 LD, ab Tag 5 um 9°° Uhr RR; das Periodogramm zeigt keine signifikante Periodik (95% Konfidenz)
b. RR, keine signifikante Periodik (95% Konfidenz)
c. RR, dieses Aktogramm zeigt (streckenweise) eine Periodik von 11,65 Std.

Adulte Männchen zeigen zum größten Teil ein unimodales tagesperiodisches Laufaktivitätsmuster. Es können pro Tag jedoch auch zwei voneinander getrennte Aktivitätsschübe auftreten (WIEDENMANN 1977a). Die Rhythmik kann von Zeitgebern synchronisiert werden ("Entrainment" - Abb. C I 3). In *konstanten Bedingungen* läuft sie frei. In Abb. C I 4 sind einige Beispiele mit unterschiedlich klarer im RR freilaufender Rhythmik zusammengestellt. Die Periodenlänge ist bis auf wenige Ausnahmen (1,4%) kürzer als 24 Std. Abb. C II 3 zeigt einen von 2 Fällen, die nach Entrainment in RD im folgenden RR während mindestens 4 Wochen eine konstante Periodenlänge von mehr als 24 Std. hatten. Drei weitere Fälle von $\tau > 24$ Std. traten kurzfristig nach Lichtpulsen auf, jedoch verkürzte sich die Periodenlänge kontinuierlich auf $\tau < 24$ Std. (Abb. C I 5), ohne daß die Bedingungen geändert worden wären.

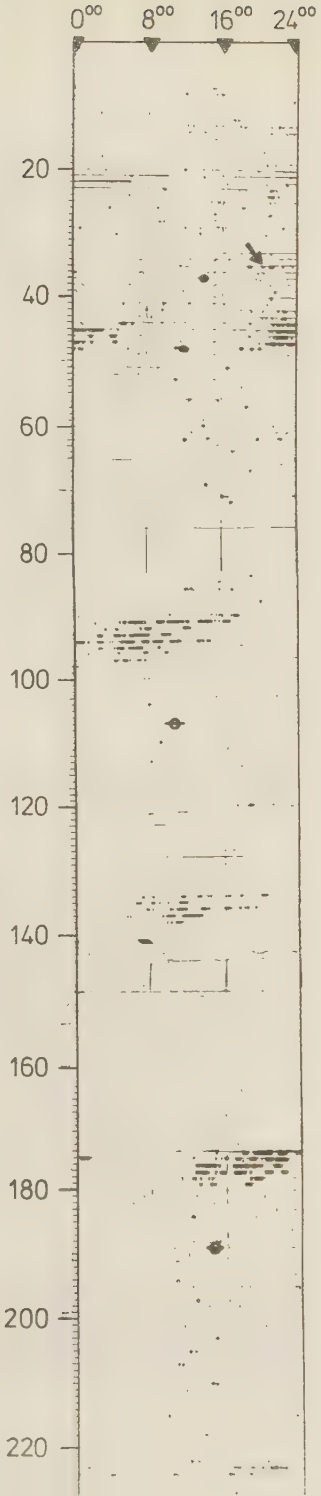
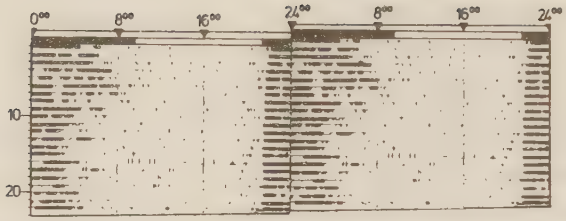


Abb. C I 2
Aktogramm eines weiblichen Tieres der Art *Leucophaea* über 228 Tage. Die Imaginalhäutung war am 35. Tag (Pfeil). Das Vorfinden einer Oothek in dem Laufrad ist mit ⊖ markiert. Vom 76. - 84. und 144. - 149. Tag ist der Schreiber ausgefallen.



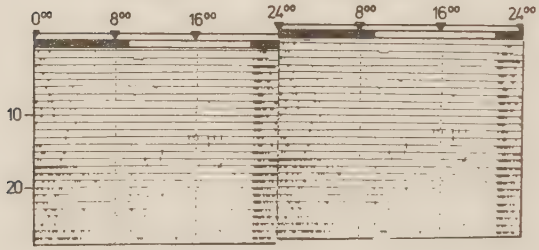


Abb. C I 3
Beispiele für durch LD synchronisierte Laufaktivität von männlichen Tieren *(Leucophaea)*

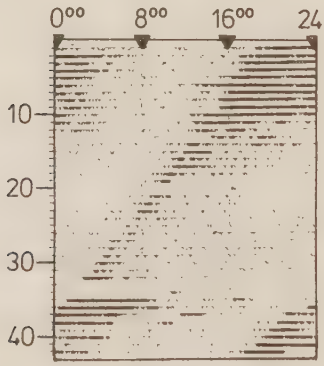
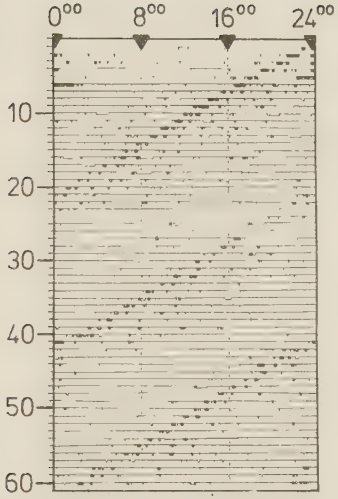
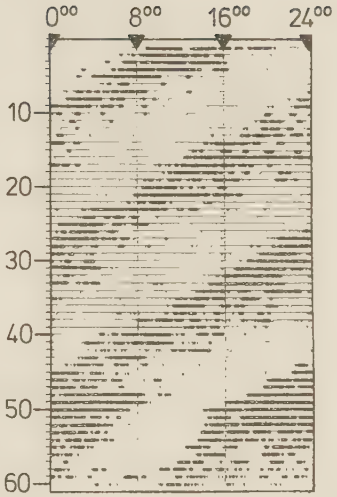
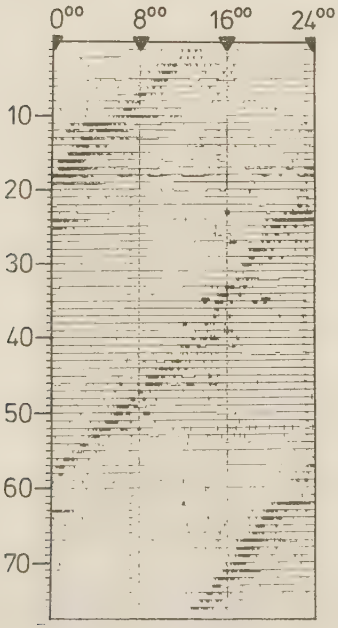
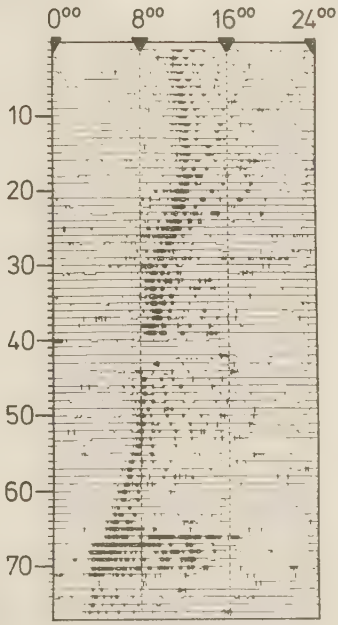


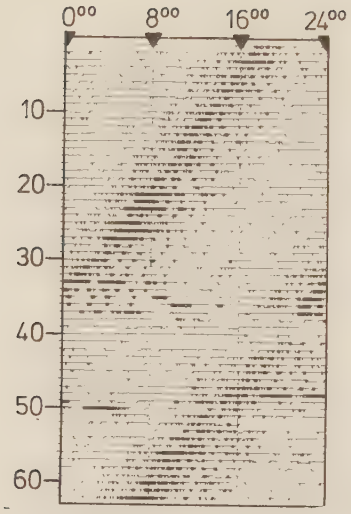
Abb. C I 4 (siehe Seite 13 und 14)
Beispiele für Aktogramme von männlichen *Leucophaea* im RR. Die Rhythmik ist unterschiedlich klar ausgeprägt und besitzt verschiedene Periodenlängen.


0⁰⁰
8⁰⁰
16⁰⁰
24⁰⁰
10
20
30
40
50
60

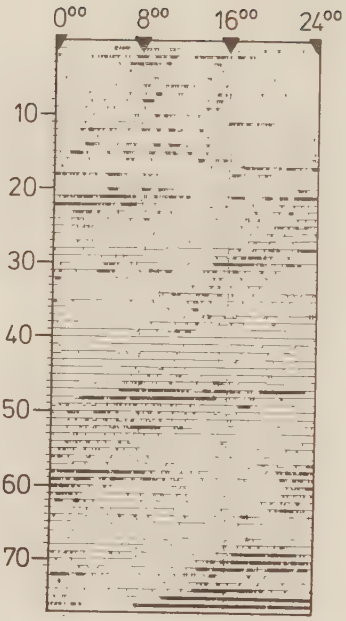

0⁰⁰
8⁰⁰
16⁰⁰
24⁰⁰
10
20
30
40
50
60

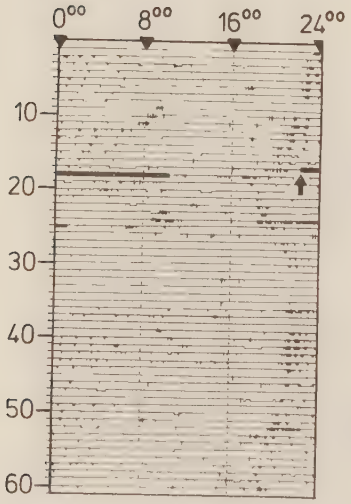

0⁰⁰
8⁰⁰
16⁰⁰
24⁰⁰
10
20
30
40
50
60
70


0⁰⁰
8⁰⁰
16⁰⁰
24⁰⁰
10
20
30
40
50
60
70



Noch Aktogramme zu Abb. C I 4





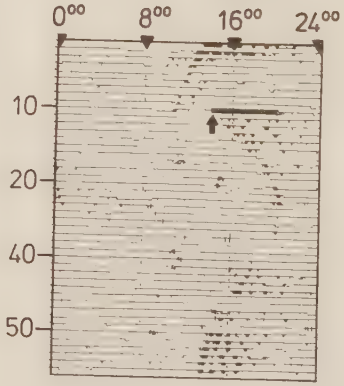


Abb. C I 5
Durch Lichtpulse induzierte Perioden mit $\tau > 24$ Std. bei *Leucophaea*, anschließend spontane Verkürzung auf den anfänglichen Wert (Pfeil weist auf Pulsbeginn).

Die Häufigkeit der Periodenlängen ist mehr oder weniger normalverteilt und verschiebt sich mit steigender Temperatur für RR und DD in gleicher Weise zu längeren Periodenlängen hin. In Abb. C I 6 sind die von mir erhaltenen Werte mit denen von LOHMANN (1967a) für DD und LL zusammengestellt.

Die Mittelwerte der Freilaufperiodenlängen sind im DD und RR gleich (Tabelle C I 1). Das gilt jeweils für die Temperatur von 20°C und 25°C. Der Q_{10} ist ebenfalls für DD und RR gleich, er beträgt zwischen 20° und 25°C (DD) und 20° und 28°C (RR) 0,97.

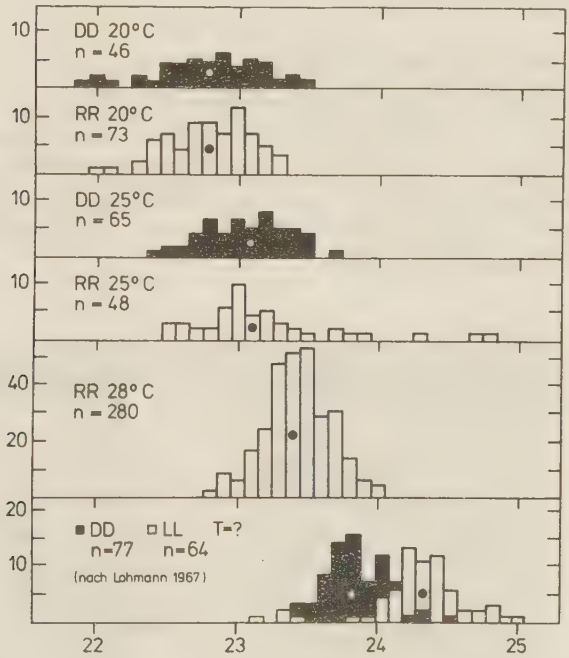


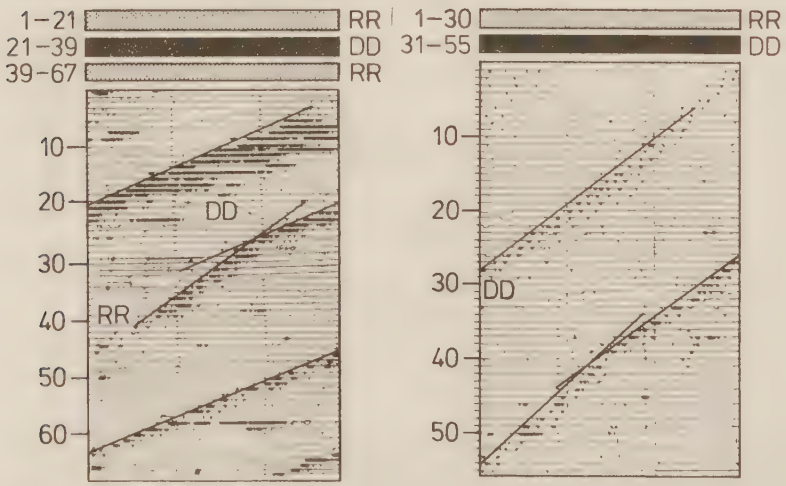
Abb. C I 6
Verteilung der Freilauf-Periodenlängen von *Leucophaea* im DD und RR bei verschiedenen Temperaturen. Die LL-Werte von LOHMANN (1967a) beziehen sich auf Weißlicht mit 0,5 - 5 lx. Die Mittelwerte sind durch Punkte angezeigt. Abszisse: Freilaufperiodenlänge in Std., Ordinate: Anzahl der Fälle.

Tabelle C I 1

	DD	SD	SE	Q_{10}	RR	SD	SE	Q_{10}
20°C	22,8	0,36	0,05	0,97	22,8	0,29	0,03	0,97
25°C	23,1	0,3	0,04		23,1	0,45	0,06	
28°C	-				23,4	0,23	0,01(1)	
					23,4	0,24	0,02(2)	
LOHMANN	23,84	0,24	-		24,32	0,27	(LL)	

Mittelwerte der Freilauf-Periodenlängen von *Leucophaea* im DD, RR und LL bei verschiedenen Temperaturen mit Standardabweichungen (SD) und -fehler (SE) und Q_{10}.
Vergleich der eigenen Untersuchungen mit denen von LOHMANN (1967a)
Die Einzel-Werte für 28°C wurden jeweils vor (1) und nach (2) Lichtpulsen aufgenommen.

Obwohl sich die Verteilung und die Mittelwerte der Freilauf-Perioden im DD und RR nicht unterscheiden, finden sich unter 26 Tieren, deren Laufaktivitätsrhythmik in *beiden* Bedingungen gemessen wurden, 9 mit signifikanten Unterschieden (3facher SE) zwischen τ_{DD} und τ_{RR}: 6 Fälle mit $\tau_{DD} > \tau_{RR}$, 3 Fälle mit $\tau_{DD} < \tau_{RR}$. Abb. (C I) 7 zeigt Beispiele. Das durchschnittliche $\Delta\tau$ beträgt in beiden Richtungen 0,3 Std.



Legende siehe Seite 17

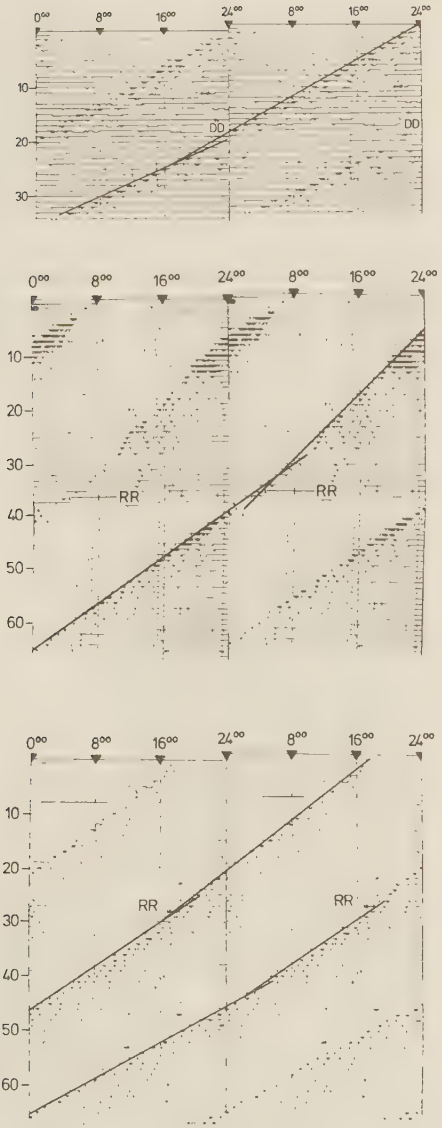


Abb. C I 7 (siehe auch Seite 16)
Beispiele für unterschiedliche Freilaufperioden im DD und RR bei *Leucophaea*. Die Veränderung kann direkt nach dem Übergang, einige Zyklen danach und/oder in zwei Schritten auftreten.

Beeinflußbarkeit der Laufaktivitätsrhythmik

Relativ geringe Veränderungen an der Meßmethode können sich auf das Muster der Laufaktivität auswirken (Abb. C I 8). Am 28. Tag des Aktogramms (Pfeil) wurden Magnet und Gegengewicht vom Rand des Laufrades (ursprüngliche Version) in die Nähe der Achse versetzt (endgültige Version Abb. B 1A 4, 5). Das bewirkt eine Erhöhung der Aktivitätsmenge, der Aktivitätsbeginn tritt klarer hervor. Obwohl sich die Periodenlänge zwischenzeitlich verändert ($\Delta\tau$ = 0,2 Std.), unterscheidet sie sich im oberen und im unteren Teil der Abbildung nicht.

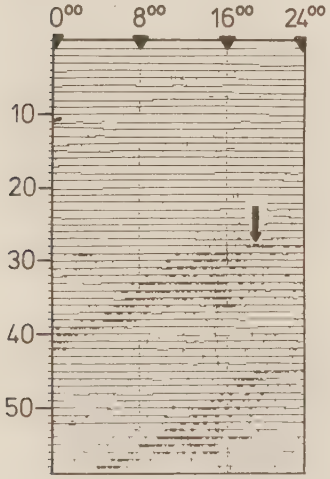


Abb. C I 8
Aktogramm eines Tieres *(Leucophaea)* mit (im RD) freilaufender Rhythmik. Am 28. Tag (Pfeil) wurde die Laufrolle umgerüstet, wodurch eine leichtere und gleichmäßigere Drehung ermöglicht wurde.

Weitere Faktoren können auf das Aktivitätsmuster von *Leucophaea* verändernd einwirken. In Abb. C I 9 sind Aktogramme von Tieren mit Futter- und Wassermangel zusammengestellt. Dieser wird durch verstärkte Aktivität angezeigt ("Suchen"), die Periodenlänge scheint sich zu verkürzen, oder sie ist in unregelmäßigen Aktivitätsschüben nicht mehr zu erkennen. Nach Zugabe von Futter oder/und Wasser (Pfeil) tritt die alte Periodenlänge sofort wieder auf, und der Aktivitätsbeginn verschiebt sich von Tag zu Tag in derselben Flucht-

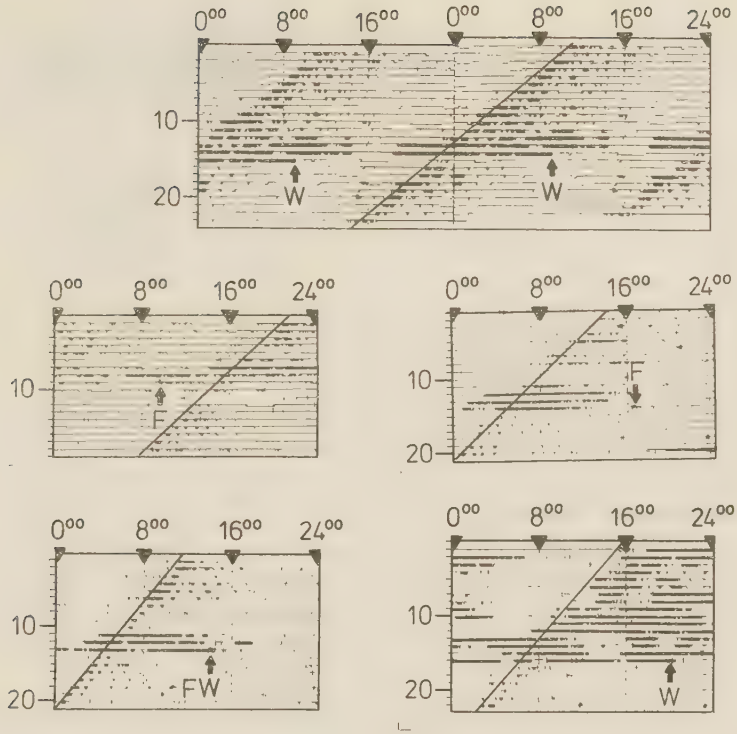


Abb. C I 9
Wirkung von Futter- und Wassermangel auf die freilaufende LARh. von *Leucophaea*. Die erneute Zugabe ist durch einen Pfeil markiert (F = Futter, W = Wasser).

linie wie vor der Veränderung des Aktivitätsmusters. Der Aktivitätsbeginn wurde zwischenzeitlich nicht von der "inneren Uhr" gesteuert, sondern von Hunger und Durst. Der Oszillator läuft aber wie vorher mit gleicher Frequenz verdeckt weiter und übernimmt später wieder das Regime ("Maskierung", ASCHOFF, 1960).

Maskierungen treten bei *Leucophaea* ebenfalls nach Veränderungen der Lichtbedingungen auf. Nach einem Obergang von RD nach DD beginnt der erste Aktivitätsschub *früher*, als nach der bisherigen Periodenlänge zu erwarten wäre (Abb. C I 10). Einige Tage später liegt er jedoch wieder auf der alten Fluchtlinie. Beim Obergang nach RR ist es gerade umgekehrt (Abb. C II 3). Nach einer sprunghaften *Verspätung* liegt der Aktivitätsbeginn nach etwa vier Tagen wieder auf einer Geraden (= konstante Periodenlänge), deren Ver-

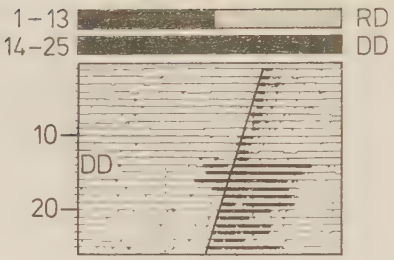


Abb. C I 10
Maskierung einer im RD freilaufenden Rhythmik von *Leucophaea* beim Übergang nach DD.
(Vergl. Abb. C II 3)

längerung auf den letzten Aktivitätsbeginn vor RR trifft. Interessanterweise zeigten die beiden einzigen Fälle mit einer andauernden Periodenlänge größer als 24 Std. die gleiche Maskierung beim Übergang von RD nach RR.

Während die durch Wasser- und Futterentzug stimulierte Maskierung relativ kontinuierlich wächst und nach Zugabe sofort verschwindet, gleicht sich die durch Lichtbedingungen erzeugte nach einem anfänglichen Sprung erst allmählich wieder an die Frequenz des Oszillators an.

Tiere mit gleichem Lichtprogramm zeigen keine gegenseitige Beeinflussung in der Laufaktivitätsrhythmik. In Abb. C I 11 ist der Zeitverlauf des Aktivitätsbeginns von 10 Tieren über zwei Monate aufgetragen, deren Laufräder (ohne Trennwände) nebeneinander im RR standen. Es treten zur gleichen Zeit unterschiedliche Periodenlängen auf, und der Aktivitätsbeginn von verschiedenen Tieren überschneidet sich nie über längere Zeit, was gegen eine wechselseitige Beeinflussung spricht.

In einem weiteren Versuch wurden die Laufräder von Tieren mit im RD synchronisierter und freilaufender Rhythmik (siehe Abschnitt C II) abwechselnd nebeneinander gestellt. Jedes Tier zeigte weiterhin seine bisherige Reaktion auf den RD-Wechsel.

Bei der gleichzeitigen Registrierung von Männchen und Weibchen in derselben Kammer konnten keine Effekte auf die Rhythmik der Männchen festgestellt werden. Um eine Wirkung von Pheromonen (KARLSON u. BUTENAND 1959), die von den Weibchen entsprechend ihrem Sexualzyklus abgegeben werden und dem Auffinden der Partner dienen (BARTH 1961, F. ENGELMANN 1960), völlig ausschließen zu können,

wurde in abgedeckten Vollglasaquarien jeweils ein Männchen und ein Weibchen registriert. Wiederum zeigte jedes Tier unabhängig vom anderen sein eigenes Aktivitätsmuster.

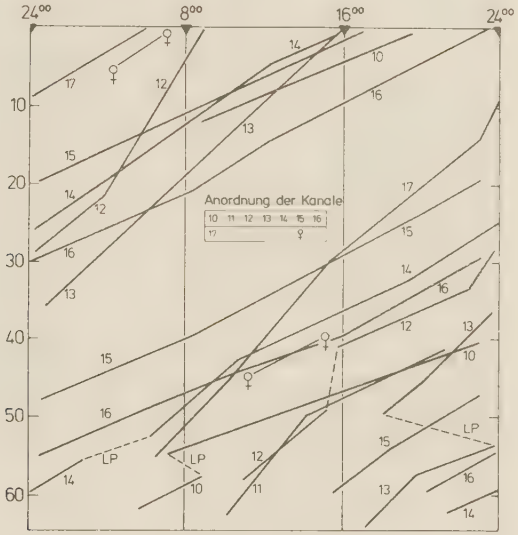


Abb. C I 11
Auf den Aktivitätsbeginn reduzierte Aktogramme von 10 Tieren, deren Laufrollen nebeneinander und untereinander in einem Regal standen (siehe Einsatzbild); Zahlen bezeichnen die Kanäle, ♀ — ♀ die Lage des Aktivitätsbeginns eines mitregistrierten Weibchens.
Die Abb. ist wie ein Aktogramm zu lesen: von oben nach unten sind Tage aufgetragen, von links nach rechts die Tageszeit.

II. DIE BEEINFLUSSUNG DER LAUFAKTIVITÄTSRHYTHMIK DURCH CYCLISCHE FAKTOREN

Ob ein externer Faktor stark oder schwach auf die endogene Tagesrhythmik einwirkt - ob es ein "schwacher" oder "starker" Zeitgeber ist - hängt von der Qualität, seiner absoluten Größe und von Eigenschaften des biologischen Systems ab.

Nach HOFFMANN (1969a) wirken Temperaturzyklen bei homoiothermen Tieren meist nicht synchronisierend. Jedoch sind sie bei poikilothermen Tieren relativ starke Zeitgeber. Eidechsen zeigen unter ta-

gesperiodischen Temperaturschwankungen von 0,9°C Entrainment (HOFFMANN 1968a, 1969b u.a.).

Auch bei Insekten sind Temperaturzyklen wirksam. Sie synchronisieren die LARh. von *Leucophaea* und *Periplaneta* (ROBERTS 1962), die Schlüpfrhythmik von *Drosophila* (ZIMMERMANN et al. 1968) und die Gesangrhythmik von *Teleogryllus* (RENCE und LOHER 1975).

Licht gilt als der wichtigste Zeitgeber der Tagesrhythmik von Pflanzen und Tieren (ASCHOFF 1954, BÜNNING 1973). Bei der Schabe *Blaberus craniifer* hängt die Resynchronisation - ein Maß für die Wirksamkeit eines Zeitgebers - von der Lichtintensität der Lichtperiode in einem LD ab (WOBUS 1966a). Im Folgenden wird über weitere Untersuchungen zur Stärke von Zeitgebern berichtet.

Abb. C II 1a zeigt als Beispiel die Wirkung eines schwachen (RD) und eines starken (LD) Zeitgebers auf die Laufaktivitätsrhythmik von *Leucophaea*.

Wird in Licht-Dunkel-Wechseln während der Lichtzeit quantengleiches Licht von verschiedener Wellenlänge gegeben, so dauert die Resynchronisation unterschiedlich lange. Bei der gleichen Verschiebung von 10 Std. sind im RD etwa doppelt so viele Zyklen nötig wie im GD (Abb. C II 1b + Tabelle C II 1).

Tabelle C II 1
Resynchronisation nach 10-stündiger Verschiebung von Licht-Dunkel-Wechseln mit Rot- und Grünlicht von gleicher Quantenzahl

	Energie	Zyklen	SD	SE	n
GD	7 µW	9,2	2,0	0,6	10
RD	5,6 µW	18,8 (22,3)	4,0 (9,8)	1,6 (3,7)	6 (7)*

* Ein Tier brauchte für die Resynchronisation im RD 43 Tage

Für die Spektren des benutzten Farblichtes siehe Anhang. Die Anzahl der Zyklen, die durchschnittlich benötigt wurde, bis der Aktivitätsbeginn wieder mit dem Dunkelbeginn übereinstimmte, ist mit Standardabweichung (SD) und Standardfehler (SE) angegeben. n ist die Anzahl der Versuchstiere.

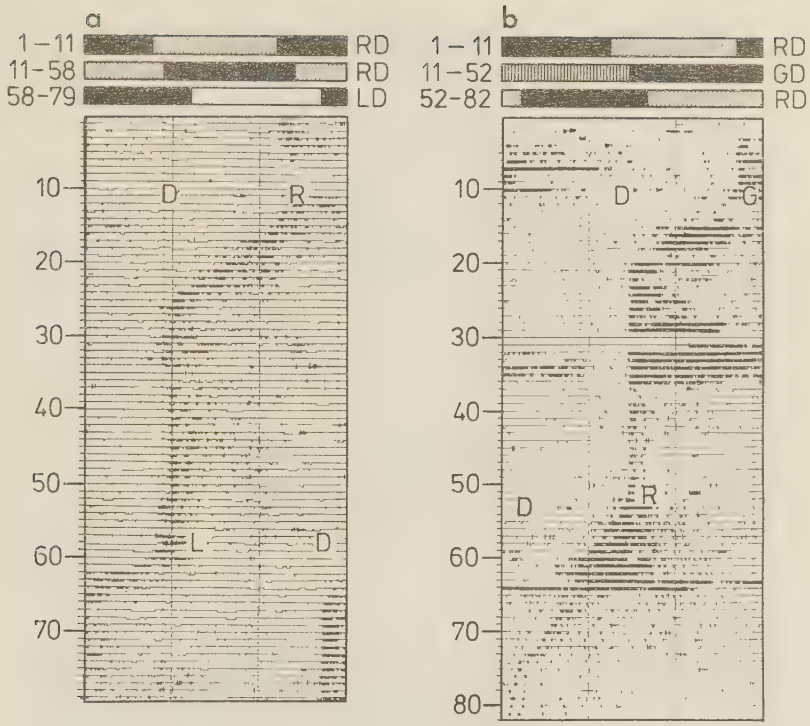


Abb. C II 1a
Resynchronisation der LARh. von *Leucophaea* durch einen schwachen (RD) und einen starken Zeitgeber (LD). Unter beiden Bedingungen wurde der Synchronisationszeitpunkt jeweils um 10 Std. vorverschoben. Im LD wurde das Tier doppelt so schnell umsynchronisiert wie im RD, das Entrainment ist exakter als im RD.

Abb. C II 1b
Resynchronisation durch RD und GD mit photonengleichem Licht während der Lichtperiode. Die Verschiebung von 10 Std. dauert im GD 8 Tage, im RD 20 Tage.

IM RD-Wechsel treten bei *Leucophaea* unterschiedliche Reaktionen der LARh. auf. Man findet Synchronisation, Freilauf und - intermediär - relative Koordination (Abb. C II 2) (v. HOLST 1939).

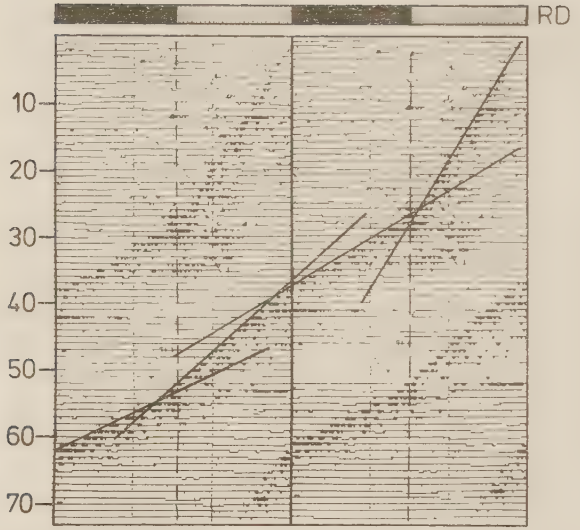


Abb. C II 2
Beispiel für Relative Koordination unter RD-Wechsel. Die Periodenlänge hängt von der Phasenlage des Aktivitätsbeginns zum RD-Wechsel ab. Sie verkürzt sich, wenn sich der Aktivitätsbeginn dem Dunkelbeginn nähert (was der physiologischen Phasenbeziehung entspricht) und wird nach dem Überschreiten des "Licht aus" länger. Das arithmetische Mittel beider Periodenlängen liegt im Bereich der Freilauf-Periode unter Dauerbedingungen (siehe auch Abb. C II 4).

In Tabelle C II 2 ist das Auftreten der drei Reaktionen bei verschiedenen Lichtintensitäten und Versuchstemperaturen zusammengestellt. Alle 9 Fälle, bei denen in 25°C und einem RD mit weniger als 120 µW/cm² Entrainment auftrat, waren vorher schon durch höhere Intensitäten zum gleichen Zeitpunkt synchronisiert (Abb. C II 3). Nach einer Verschiebung eines RD von geringer Lichtenergie schiebt sich der Aktivitätsbeginn z.T. über den Zeitpunkt des neuen "Licht aus" hinweg und wird erst nachträglich mit diesem synchron (Abb. C II 4). Meist reagierte die Laufaktivitätsrhythmik dann jedoch mit relativer Koordination bzw. Freilauf, auch wenn sie vorher durch die gleiche Intensität synchronisiert gewesen war. So können bei demselben Tier unter gleichen Licht- und Temperaturbedingungen in verschiedenen Versuchsreihen unterschiedliche Reaktionen auftreten, je nachdem, ob ein RD verschoben wurde, oder ob die Rhythmik in der Abfolge der Versuche vorher frei lief oder Entrainment zeigte.

Energie	< 3 µW/cm²			4 - 10 µW/cm²			11 - 40 µW/cm²			120 - 170 µW/cm²		
Reaktion	Entr.	RK	Frl.	Entr.	RK	Frl.	Entr.	RK	Frl.	Entr.	RK	Frl.
25°C	8[1]	2[2]	2[3]	1[1]	-	-	-	-	-	13	8	13
28°C	3[4]	1	5[5]	13	7	7	18	5	5	3	-	-

Reaktion der LARh. auf RD mit unterschiedlichen Energien des Rotlichtes bei Temperaturen von 25°C und 28°C. Angegeben ist die Anzahl der Fälle, bei denen Entrainment (Entr.), relative Koordination (RK) oder Freilauf (Frl.) auftrat.

1) bereits vorher ohne Verschiebung des Synchronisationszeitpunktes in höheren Intensitäten synchronisiert.

2) nach Freilauf in Dauerbedingungen; bei beiden Tieren blieb in einer früheren Versuchsreihe das bei höherer Intensität erreichte Entrainment auch bei weniger als 3 µW/cm² erhalten.

3) davon 1 Fall nach Entrainment im RD, 1 Fall nach DD.

4) bei 2 Tieren war das Spektrum des Rotlichtes in Richtung dunkelrot verschoben (siehe Anhang Transmission von Filter "rot und blau").

5) Spektrum des Rotlichtes in Richtung dunkelrot verschoben.

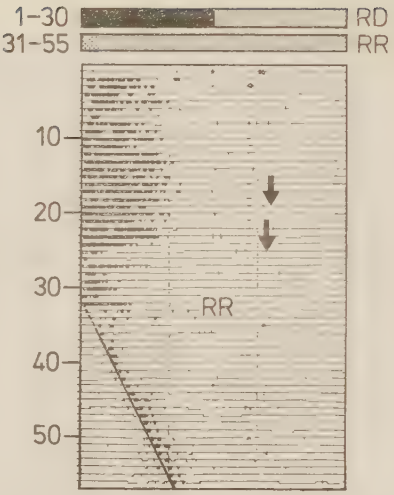


Abb. C II 3
Synchronisation durch RD (170 µW/cm²), auch nach zweimaligem Herabsetzen der Rotlichtenergie (1. Pfeil 5 µW/cm², 2. Pfeil 0,5 µW/cm²) bleibt das Entrainment erhalten. Die Zeitgeberwirkung wird durch anschließenden Freilauf im RR bestätigt (einer der seltenen Fälle mit τ > 24 Std).
In den ersten Tagen nach dem Übergang RD/RR ist die Periode des Oszillators verdeckt ("maskiert"). Nach etwa 4 Tagen zeigt sie sich jedoch wieder im Aktivitätsbeginn. Die ihr entsprechende Gerade trifft nach Extrapolation mit dem letzten Aktivitätsbeginn vor RD/RR zusammen.

Bei 25°C und 120 - 170 µW/cm² treten Freilauf und Entrainment gleich häufig auf (Tabelle C II 2). Bei einer Temperatur von 28°C ist das Gleichgewicht stark auf die Seite der Synchronisation verschoben. Sogar RD-Wechsel mit niedrigen Lichtenergien und mit einem ins Dunkelrot verschobenen Spektrum (siehe Anhang Abb. G 2 Filter "rot + blau") wirken synchronisierend. Das weist auf Zusammenhänge hin, die Tabelle C II 3 verdeutlicht.

Die Periodenlängen von Tieren, deren Laufaktivität durch einen RD-Wechsel synchronisiert werden, liegen unter Freilauf-Bedingungen im RR nahe an 24 Std. (23,8 bzw. 23,9 Std., Tabelle C II 3). Sie sind damit signifikant länger als die Periodenlängen (τ_{RR}) von Tieren, die im RD relative Koordination zeigen oder freilaufen. Im DD sind die Periodenlängen von Tieren, deren LARh. durch RD synchronisiert bzw. relativ koordiniert wurde, statistisch nicht unterscheidbar.

Die Wirksamkeit eines schwachen Zeitgebers (RD) kann durch eine weitere Zeitmarke verstärkt werden. Dies zeigt eine Versuchsreihe, in der 6 Tiere 1 x täglich jeweils zur gleichen Tageszeit 1 Minute geschüttelt wurden. Diese zusätzliche Zeitmarke wurde nach 16 Tagen aufgehoben.

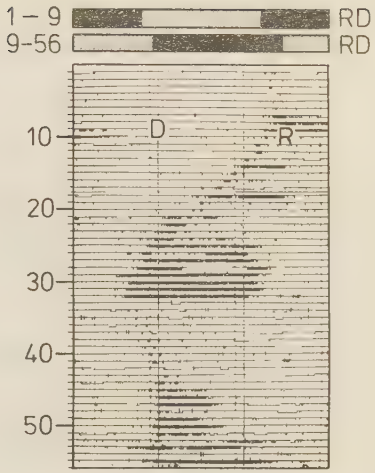


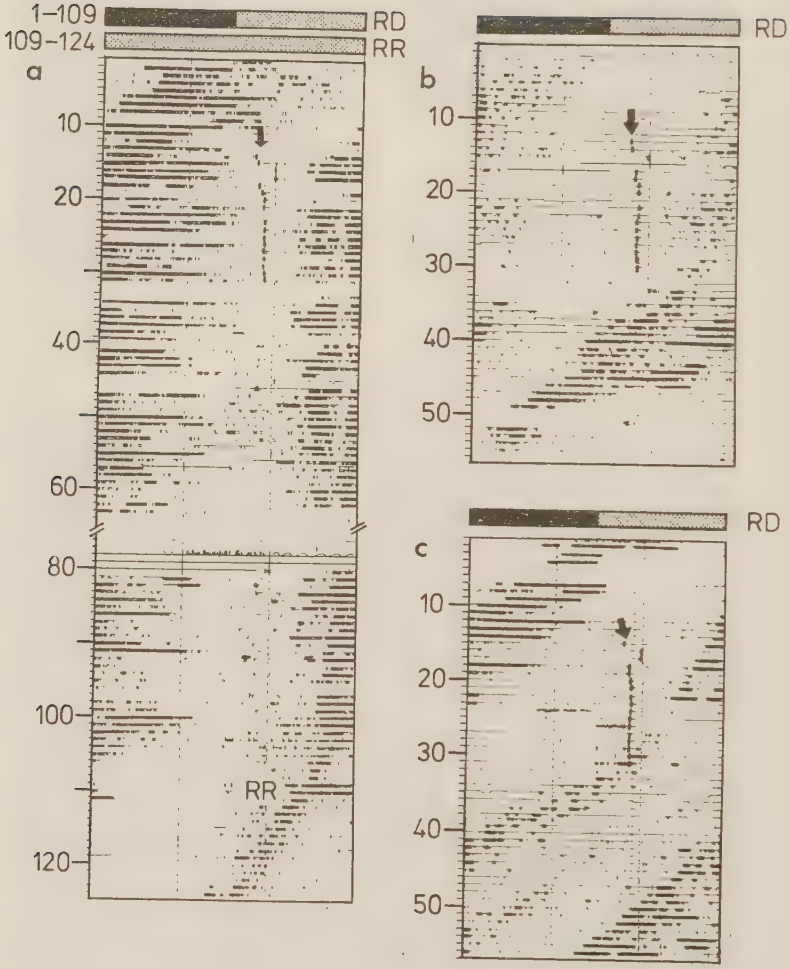
Abb. C II 4
Resynchronisation der LARh. von *Leucophaea* im RD. Die Frontlinie des Aktivitätsbeginns läuft am Dunkelbeginn vorbei und wird erst später von diesem "eingefangen". Die endogene Rhythmik wird durch die Laufaktivität dokumentiert, die langsam und mit 6 Übergangszyklen zum Dunkelbeginn zurückbiegt. Im Gegensatz dazu wird die Rhythmik bei relativer Koordination nicht eingefangen (Abb. C II 2).

Tabelle C II 3

vorher		RD-Wechsel	nachher	
τ_{DD} ± 3xSE	τ_{RR} ± 3xSE		τ_{RR} ± 3xSE	τ_{DD} ± 3xSE
23,3 ± 0,27	23,8 ± 0,21	Entr.	23,9 ± 0,24	23,4 ± 0,15
23,5 ± 0,15	23,0 ± 0,18	RK	23,2 ± 0,51	23,1 ± 0,57
- - -	22,8 ± 0,33	23,2 ± 0,09	- - -	- - -

Freilauf-Perioden im DD und RR von Schaben, deren LARh. im RD-Wechsel synchronisiert ist (Entr.), relative Koordination zeigt (RK) oder frei läuft (Durchschnittsperiodenlänge 23,2 Std.). Angegeben sind die Freilaufperioden (τ_{DD} und τ_{RR}) mit dreifachem Standardfehler (SE).

Die Reaktion der Tiere war unterschiedlich. Bei 3 Tieren trat bei Gabe der zusätzlichen Zeitmarke Entrainment auf, das bei einem Tier auch danach über 2,5 Monate im RD weiterbestand (Abb. C II 5a). Die beiden anderen synchronisierten Tiere liefen nach Beendigung der täglichen Schüttelpulse im RD frei (Abb. C II 5b). Von den übrigen Fällen waren 2 Tiere während der Schüttelstörungen relativ koordiniert und liefen im RD frei (Abb. C II 5c), 1 Tier zeigte während der gesamten Zeit Freilauf.



Legende siehe Seite 29

III. AUF DER SUCHE NACH DEM SINGULARITÄTSPUNKT: DIE WIRKUNG VON PULSFÖRMIGEN STÖRUNGEN AUF DIE LAUFAKTIVITÄTSRHYTHMIK

Eine Erregerschwingung kann in verschiedener Weise eine selbsterregte Schwingung synchronisieren. Das ist einmal über eine Frequenzsteuerung möglich. Jedoch würde in diesem Fall die Phasenwinkeldifferenz zwischen beiden rein zufällig sein. Dagegen garantiert eine Phasensteuerung, die eine feste Phasenwinkeldifferenz zwischen beiden vorschreibt, auch die Steuerung der Periodenlänge der selbsterregten Schwingung. Bei tagesperiodischen Abläufen in biologischen Systemen bestehen feste Phasenwinkeldifferenzen zu externen Faktoren wie Tag und Nacht (BÜNNING 1973, RENSING 1973). Wird die Phasenlage des Zeitgebers verschoben, verschiebt sich die endogene Rhythmik so lange mit, bis beide wieder in "physiologischer Beziehung" zueinander stehen (siehe Kap. C II Resynchronisation). Je nachdem, in welcher Phase die Rhythmik von dem veränderten Zeitgeber getroffen wird, reagiert sie in Stärke und zum Teil in Vorzeichen unterschiedlich (ASCHOFF et al. 1975). Das ist die notwendige und hinreichende Bedingung für eine Phasensteuerung (WEVER 1962). Dies ist ein rein physikalisches Kriterium, über den Mechanismus der Schwingung wird dabei keine Aussage gemacht. Für die endogene Tagesrhythmik gilt also: *"die Aussage, daß der Lichtdunkelwechsel ein Zeitgeber für die 24 Stundenperiodik ist,* (ist) *identisch mit der Aussage, daß die Lichtempfindlichkeit eines Organismus, gemessen an Phasenverschiebungen, periodisch wechselt"* (WEVER 1962). Die Wirkung eines Zeitgebers kann also nicht nur durch Resynchronisation, sondern auch durch phasenabhängige Reaktionen (einmalige Phasenverschiebung der Rhythmik) des biologischen Systems beschrieben werden. Das wird in sogenannten Phasenresponsekurven dargestellt.

Abb. C II 5a-c (siehe Seite 28)
Unterschiedliche Reaktionen der Laufaktivität bei 3 Schaben der Art *Leucophaea* im RD mit zusätzlicher Zeitmarke (Pfeil: einminütiges Schütteln)

a) Entrainment mit Phasenwinkel ψ = 4 - 5 Std. zum Dunkelbeginn bleibt auch nach Beendigung des täglichen Schüttelns im RD für mehr als 2,5 Monate bestehen (ψ verringert sich auf etwa 3 Std.). Im RR tritt sofort und ohne Phasenverschiebung Freilauf auf (τ = 23,5 Std.) Tag 63 - 80 Schreiberausfall.
b) Entrainment geht im reinen RD in Freilauf über.
c) Relative Koordination (Verkürzung von τ), solange die Schüttelpulse gegeben werden. Im RD Freilauf, dabei zeitweise ein zweites Aktivitätsmaximum (vergl. WIEDENMANN 1977a).

Im Folgenden werden die Phasenresponsekurven für verschiedene Störqualitäten mit unterschiedlicher Stärke beschrieben.

Temperaturpulse

ROBERTS (1962) zeigte, daß die Aktivitätsrhythmik von Schaben mit einer sinoidalen Temperaturschwankung von 5°C synchronisiert werden kann. Auch als Störpuls gegeben beeinflussen *tiefe Temperaturen* die Laufaktivitätsrhythmik (BÜNNING 1958b, 1959; ROBERTS 1962). Da bei diesen Untersuchungen z.T. nur Übergangszyklen gemessen wurden, schien es sinnvoll,entsprechende Versuche verbessert durchzuführen.

Während der ersten halben Stunde der Abkühlung sind die Tiere hyperaktiv und fallen dann später in eine Kältestarre. Abb. C III 1 zeigt die zweimalige Verschiebung der Laufaktivitäsrhythmik durch Pulse mit tiefer Temperatur (1°C ± 1°) von 120 Winkelgrad Länge (entspr. etwa 8 Std.). Es treten nur delay-Phasenverschiebungen auf,

Abb. C III 1
Freilaufende Aktivitätsrhythmik von *Leucophaea* (τ = 23,3 - 23,4 Std.), am 13. und 48. Tag durch Pulse mit tiefer Temperatur (1°C ± 1°, 120 Winkelgrad Dauer, entspr. etwa 8 Std.) verschoben.

deren Betrag jeweils phasenabhängig ist (Abb. C III 2a). Am stärksten wirken Pulse mit tiefer Temperatur, die 2 bis 4 Std. vor Aktivitätsbeginn anfangen. Pulse, die in der subjektiven späten Nacht bzw. am frühen Morgen beginnen, rufen nur geringe Phasenverschiebungen hervor. Längere Pulse induzieren stärkere Phasenverschiebungen. Die beiden Kurven für Pulse von 90 und 120 Winkelgrad Dauer zeigen im Großen und Ganzen den gleichen Verlauf und sind lediglich zueinander verschoben.

150 Winkelgrad (etwa 10 Std.) lange Pulse mit *hohen Temperaturen* (39°C) rufen keine oder nur sehr geringe Phasenverschiebungen hervor (maximal 18 Winkelgrad delay, Abb. C III 2b).

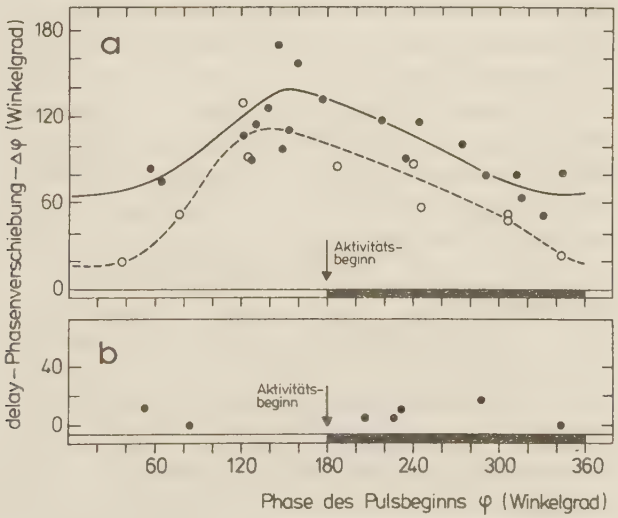


Abb. C III 2a+b
a. Phasenresponsekurven für Pulse mit tiefer Temperatur (1°C ± 1°)
o----o 90 Winkelgrad Dauer (entspr. etwa 6 Std.)
•——• 120 Winkelgrad Dauer (entspr. etwa 8 Std.)
Abszisse: auf 360 Winkelgrad normierte Periodenlänge; der subjektive Tag ist durch hellen, die subjektive Nacht durch dunklen Balken markiert. Bezugspunkt ist Pulsbeginn.
Ordinate: Phasenverschiebungen; jeder Punkt entspricht dem Ergebnis eines Versuchs wie in Abb. C III 1 gezeigt.
b. Phasenverschiebungen durch Pulse mit hoher Temperatur (39°C) und 150 Winkelgrad Dauer (entspr. etwa 10 Std.), sonst wie Abb. C III 1a

Lichtpulse

Der singuläre Zustand ("point of singularity", WINFREE 1970a,b) kann durch eine Störung erreicht werden, die zu einer bestimmten Phase T* (Phasensprung zwischen delay und advance) mit einer definierten Stärke S* gegeben wird. S* liegt zwischen den Pulsstärken, die entweder eine "starke" oder eine "schwache" PRC hervorrufen. Auf Pulse mit tiefer Temperatur reagiert die Laufaktivitätsrhythmik von *Leucophaea* nur mit Phasenverzögerungen (delays). ROBERTS (1962) findet nach langen Pulsen reset, was einer extrem starken Reaktion entspricht. Das könnte nach BÜNNING (1958) damit erklärt werden, daß die Uhr in einen völlig entspannten Zustand gebracht wird, und erst nach Ende des Pulses zu schwingen beginnt. Damit sagen jedoch die Phasenresponsekurven auf Pulse mit tiefer Temperatur nichts über die Phase des Singularitätspunktes aus. Auch in Bezug auf die Kutikularhythmik scheint es günstig zu sein, eine Störqualität zu finden, die sowohl delays als auch advances mit möglichst großen Beträgen induziert. Nach ROBERTS (1962) zeigt die Laufaktivitätsrhythmik von *Leucophaea* nach Lichtpulsen (12 Std. 200 fcdl. entspr. etwa 2.000 lx) beide Richtungen der Phasenverschiebung, jedoch nur von maximal 2 Std. Allerdings können mit höheren Lichtintensitäten und kürzeren Pulsen stärkere Phasenverschiebungen erzielt werden (WIEDENMANN 1977b).

Abb. C III 3 zeigt die PRC für Pulse mit 50.000 lx und 90 Winkelgrad Dauer (etwa 6 Std.). Es ist eine sog. "schwache PRC" vom Typ 1 (WINFREE 1970a). Sie ist asymmetrisch: maximale delays, die während der ersten Hälfte der subjektiven Nacht auftreten, sind 4 - 5 fach größer als die advances in der zweiten Hälfte der subjektiven Nacht. Während des subjektiven Tages gibt es nur schwache delays. Die Phasenresponsekurve besitzt zwei Nulldurchgänge: in der Mitte der subjektiven Nacht (etwa 280 Winkelgrad) und am frühen Morgen (etwa 30 Winkelgrad) haben Lichtpulse keine Wirkung. Die Streubereiche der Phasenverschiebungen nach Pulsen mit unterschiedlicher Lichtintensität überlappen sich (Abb. C III 3). Der Tendenz nach erzeugen höhere Intensitäten zwar stärkere Phasenverschiebungen, jedoch sind die Unterschiede nur gering. Auch die Phasenresponsekurve auf Lichtpulse mit 50.000 lx und einer Dauer von 120 Winkelgrad (etwa 8 Std.) ist vom schwachen Typ (Abb. C III 4). Im Vergleich zu der 90 Winkelgrad-Kurve sind die Phasenverschiebungen

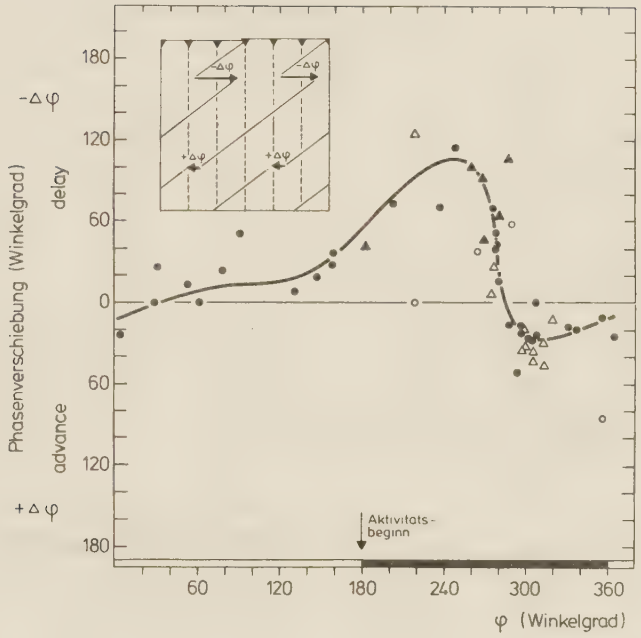


Abb. C III 3
Phasenverschiebung der Laufaktivitätsrhythmik als Funktion der Phase von Lichtpulsen mit hohen Intensitäten und einer Dauer von 90 Winkelgrad (etwa 6 Std.). Jeder Punkt ist das Ergebnis eines Versuches wie in Abb. B 1 angegeben. Symbole für verschiedene Lichtintensitäten: o 20.000 lx, ● 50.000 lx, △ 80.000 lx, ▲ über 80.000 lx.
Abszisse: Phase φ der Pulsmitte; die Freilaufperiode ist auf 360 Winkelgrad normiert, der helle Balken gibt den subjektiven Tag, der dunkle die subjektive Nacht an.
Ordinate: Phasenverschiebung Δφ, wie sie aus dem Aktogramm abgelesen wird (siehe Einsatzbild).

im delay-Bereich größer (9,5 Std.), der Abfall zum Nulldurchgang ist steiler. Die Größe der advances unterscheidet sich nicht von der vorigen Kurve.

Um auf der Suche nach dem Obergang zwischen schwacher und starker Reaktion ökonomischer zu arbeiten, wurden bei stärkeren Pulsen die Versuche nur noch im Phasenbereich des mitternächtlichen Nulldurchganges durchgeführt (Abb. C III 5a-d). In den Kurven von Pulsen mit Lichtintensitäten von 80.000 lx und einer Dauer von 150

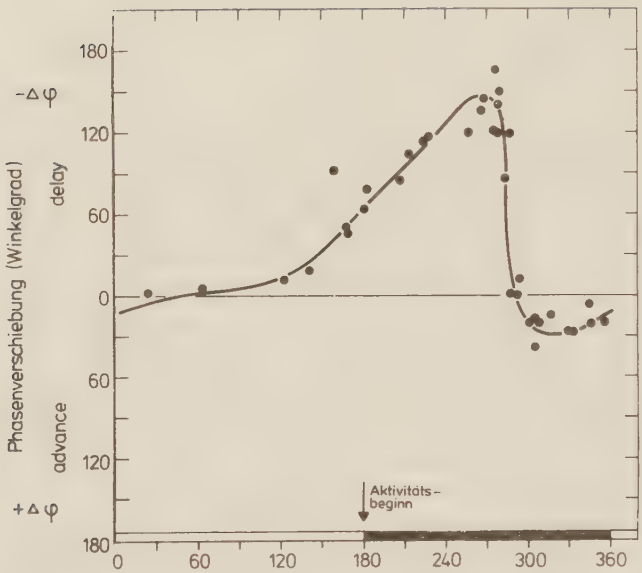


Abb. C III 4
Phasenresponsekurve wie Abb. C III 3, jedoch mit Pulsen von 120 Winkelgrad Dauer (etwa 8 Std.) und 50.000 lx.

Winkelgrad (etwa 10 Std.) und 155 Winkelgrad (etwa 10 Std. 20 Min.) findet sich in diesem Bereich ein sehr steiler Abfall und ein deutlicher Nulldurchgang bei 290 Winkelgrad. Maximale delays und advances und geringere bzw. keine Phasenverschiebung liegen weniger als 30 Winkelgrad (etwa 2 Std.) auseinander (Abb. C III 5a+b). In Bezug auf die Kurve mit 90 Winkelgrad Pulsdauer haben sich die delays weniger, die advances mehr als verdoppelt. Sind die Lichtpulse nur etwa 20 Min. länger (160 Winkelgrad, etwa 10 Std. 40 Min. entsprechend), gibt es eine "starke PRC" vom Typ 0 (WINFREE 1970a) (Abb. C III 5c). Statt des Nulldurchganges tritt ein sog. Phasensprung auf. Dabei streuen die Werte sehr stark. Bei der Phase von 300 Winkelgrad treten delays von 180 Winkelgrad und advances zwischen 40 und 120 Winkelgrad auf. Es finden sich dazwischen jedoch keine Übergangswerte, die kleiner sind. Für die Kurve mit Pulsen von 180

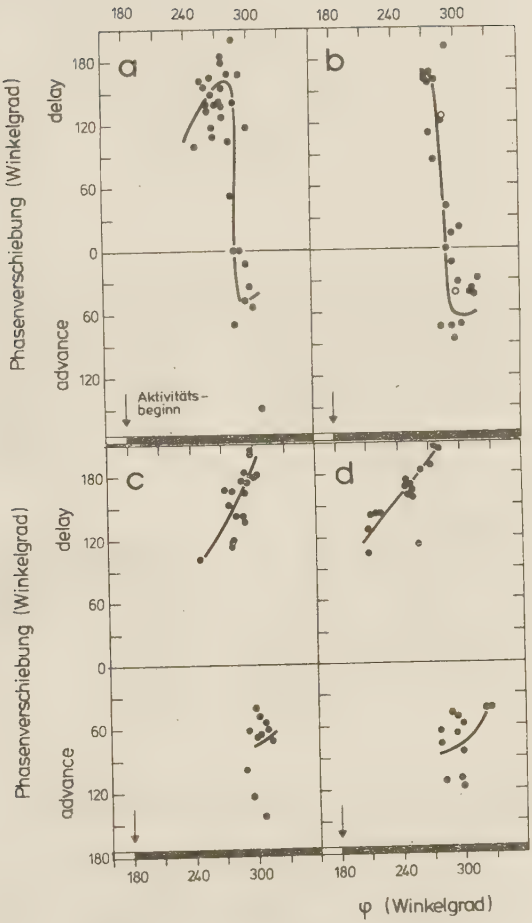


Abb. C III 5a-d
Phasenresponsekurven wie Abb. C III 3, jedoch jeweils nur der Abschnitt im Bereich der subjektiven Mitternacht; Lichtintensität: 80.000 lx
a. 150 Winkelgrad (etwa 10 Std.), Nulldurchgang: schwache PRC
b. 155 Winkelgrad (etwa 10 Std. 20 Min.), o 158 Winkelgrad (etwa 10 Std. 32 Min.), Nulldurchgang: schwache PRC
c. 160 Winkelgrad (etwa 10 Std. 40 Min.) Phasensprung: starke PRC
d. 180 Winkelgrad (etwa 12 Std.), Phasensprung: starke PRC

Winkelgrad Länge (etwa 12 Std.) gilt entsprechendes. Hier treten noch etwas stärkere Phasenverschiebungen auf (delay 205 Winkelgrad entspr. 14 Std., advance 120 Winkelgrad entspr. etwa 8 Std.), jedoch ist kein Nulldurchgang zu erkennen. Der Phasensprung liegt wie vorher bei 300 Winkelgrad. Die Art der Auftragung in den Abbildungen (delays größer als 180 Winkelgrad, Asymmetrie der Kurve) wird später diskutiert.

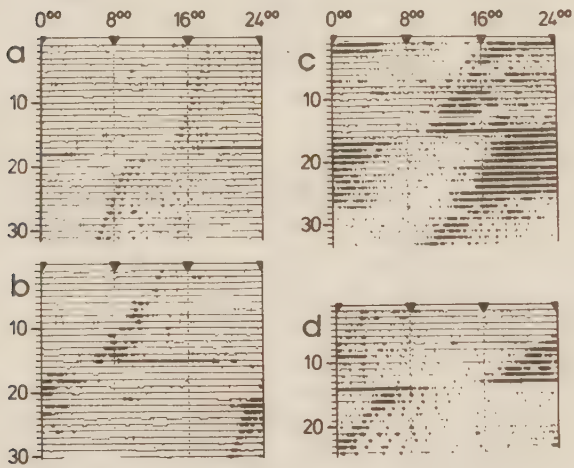


Abb. C III 6a-d
Aktogramme von *Leucophaea* mit Lichtpulsen (80.000 lx) in der Nähe des erwarteten Sigularitätspunktes. Die Aktivität zeigt weiterhin eine klare Rhythmik
a. Pulslänge 160 Winkelgrad, Pulsmitte bei φ = 300 Winkelgrad induzierte Phasenverschiebung $\Delta\varphi$ = + 67 Winkelgrad
b. Pulslänge 155 Winkelgrad, φ = 296, $\Delta\varphi$ = + 74
c. Pulslänge 158 Winkelgrad, φ = 288, $\Delta\varphi$ = - 134
d. Pulslänge 160 Winkelgrad, φ = 302, $\Delta\varphi$ = - 182

Im Bereich des Nulldurchganges bzw. der Phasensprünge nach der subjektiven Mitternacht wurde nach Lichtpulsen, die noch gerade eine schwache bzw. schon eine starke Reaktion erzeugen (155 bzw. 160 Winkelgrad Dauer) oder die dazwischen liegen (158 Winkelgrad), nie eine Andeutung von Arrhythmie gefunden. Der Aktivitätsbeginn ist nach dem Puls ebenso klar wie vorher, die Phasenverschiebung ist deutlich erkennbar. Abb. C III 6a-d zeigt Beispiele dafür.

In Abb. C III 7 sind die Phasenverschiebungen der Laufaktivitätsrhythmik nach Lichtpulsen als Funktion der Pulslänge bei zwei Lichtintensitäten aufgetragen. Dabei wurde der delay-Bereich kurz vor dem Nulldurchgang bzw. Phasensprung (270 - 280 Winkelgrad) und der advance-Bereich kurz danach (300 - 310 Winkelgrad) berücksichtigt. Die Asymmetrie der Phasenresponsekurven zeigt sich auch hier in den höheren Werten der delays verglichen mit denen der advances bei gleicher Pulsstärke. Steigt diese an, so werden beide größer, jedoch in unterschiedlicher Weise: während sich die delays bei einer Verdoppelung der Pulslänge (90 - 180 Winkelgrad) etwa verdoppeln, vergrößern sich die advances in der gleichen Spanne etwa um das 3 - 4 fache. Dadurch verringert sich die Asymmetrie der Phasenresponsekurven mit steigender Pulslänge. Nach Pulsen mit einer Inten-

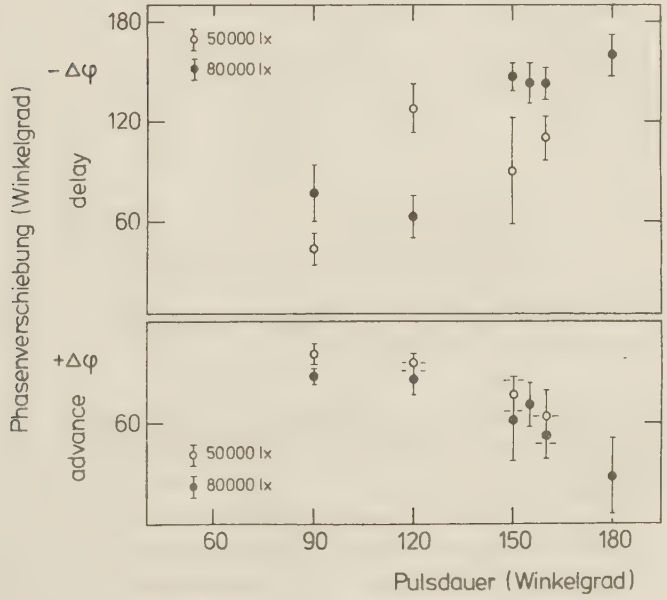


Abb. C III 7
Phasenverschiebungen als Funktion der Pulsdauer bei verschiedenen Lichtintensitäten. Den Punkten liegen Werte kurz vor (φ = 270 - 280 Winkelgrad "delay") und kurz nach (φ = 300 - 310 Winkelgrad "advance") dem Nulldurchgang bzw. dem Phasensprung zugrunde. Es sind jeweils die Standardfehler angegeben.

sität von 50.000 lx und 80.000 lx unterscheiden sich die Größen der advances nicht, jedoch erzeugt die höhere Lichtintensität im delay-Bereich in der Regel stärkere Phasenverschiebungen.

Bei *Leucophaea* verändert sich die Periodenlänge der Laufaktivitätsrhythmik nach Lichtpulsen nicht systematisch. In 77% der Versuche war τ vor und nach dem Puls gleich bzw. differierte um maximal 0,1 Std. Insgesamt zeigen die aufgetretenen Änderungen der Periodenlänge eine Normalverteilung (Abb. C III 8), es ist also keine Tendenz vorhanden (siehe auch Tabelle C I 1).

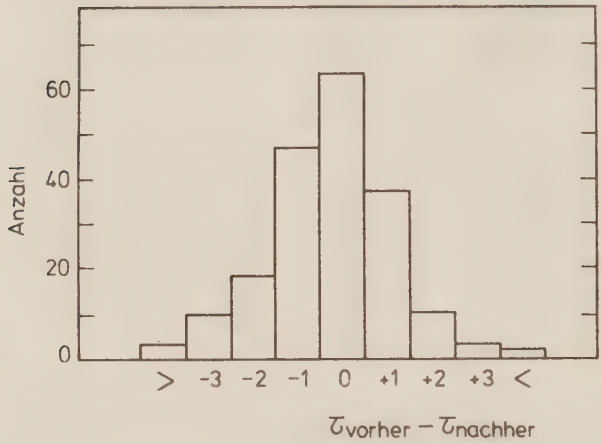


Abb. C III 8
Verteilung der Periodenveränderungen nach Lichtpulsen.
Abszisse: Differenz der Periodenlängen vor und nach dem Puls, Einheit 0,1 Std.
Ordinate: Anzahl der Fälle

Eine Abhängigkeit der Periodenveränderung von der Phase der Lichtpulse ist nicht erkennbar. Das zeigen exemplarisch die Werte für die PRC mit Pulsen von 90 Winkelgrad Dauer und 50.000 lx Intensität (Abb. III 9).

Dunkelpulse zeigen keine Wirkung auf die Laufaktivitätsrhythmik, der Unterschied zum Dauerrotlicht dürfte zu gering sein.

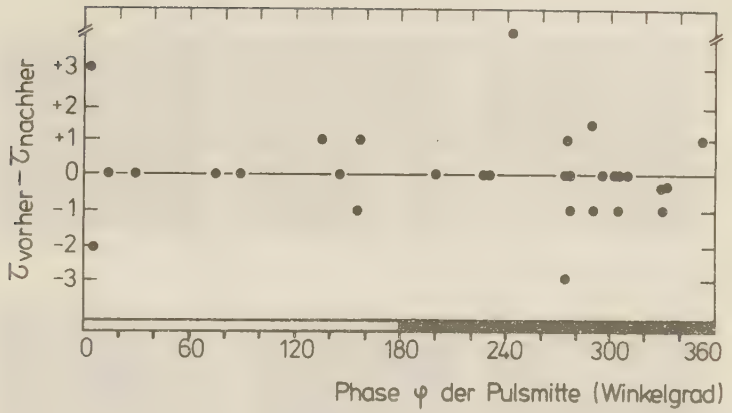


Abb. C III 9
Veränderung der Periodenlängen nach Lichtpulsen von 50.000 lx und 90 Winkelgrad Dauer in Abhängigkeit von der Phasenlage der Pulsmitte.
Abszisse: auf 360 Winkelgrad normierte Periodenlänge; heller Balken: subjektiver Tag, dunkler Balken: subjektive Nacht
Ordinate: Differenz der Periodenlängen vor und nach dem Lichtpuls; Einheit 0,1 Std.

IV. KUTIKULARHYTHMIK

Bei vielen Insekten ist die Bildung von circadianen Ablagerungs-Rhythmen in der Endokutikula bekannt, u.a. bei den Schaben *Periplaneta americana* und *Blaberus discoidalis* (Zusammenfassung NEVILLE 1975, s. 243). Auch bei *Leucophaea maderae* und bei *Blaberus fuscus* wird die Exokutikula, die bereits vor der Häutung angelegt ist und danach aushärtet, von der Endokutikula sukzessive verdickt. An Querschnitten findet man im Polarisationsmikroskop abwechselnd helle und dunkle Schichten, deren Anzahl mit den Tagen seit der Imaginalhäutung korrelierbar ist.

In Abb. C IV 1 sind Beispiele zusammengestellt. Die Tiere von Abb. C IV 1a, b wurden unter LD 12 : 12 (400 lx : 0 1 lx) gehalten. Auch unter Konstantbedingungen werden weiterhin Schichten abgelagert (Abb. C IV 1c-g). Der Vorgang ist also endogen gesteuert und nicht durch Außenfaktoren (LD) verursacht. Er kann bei *Leucophaea* bis etwa 14 Tage nach der Imaginalhäutung (z.T. auch länger) beobachtet werden.

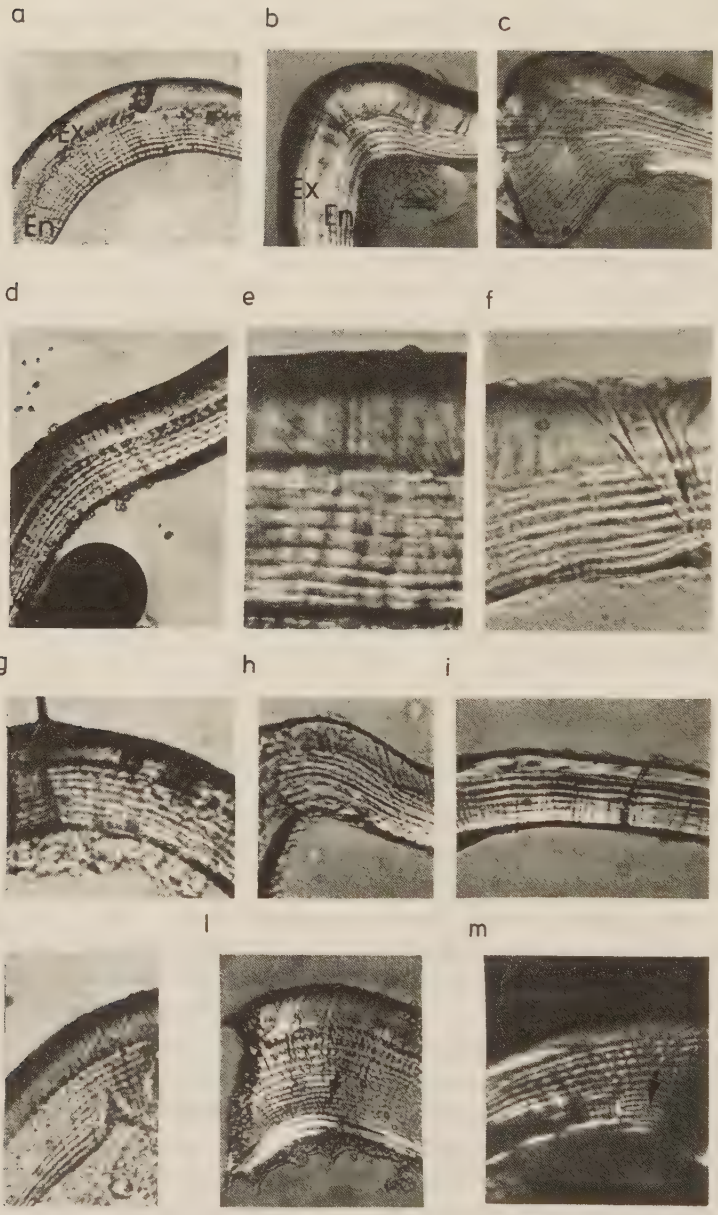


Abb. C IV 1a-m

Abb. C IV 1h,i zeigen Beispiele für Schichtenbildung in der Endokutikula von Larven der Art *Leucophaea*. Sie ist spätestens 10 Tage nach der Häutung abgeschlossen.

Korreliert man die Anzahl der Schichten mit dem Alter nach der Imaginalhäutung von in RR und LD gehaltenen Tieren, so finden sich nur geringe Unterschiede (Abb. C IV 2a,b). Die Steigungen der Regressionsgeraden differieren kaum und liegen bei 1, was einer Periodenlänge von 24 Std. entspricht.

Auch wenn die Tiere kurz nach der Häutung in einen inversen LD gebracht werden, findet sich ein entsprechendes Ergebnis. In diesem Falle ist die Verschiebung der Regressionsgeraden gleich Null, ihre Steigung exakt 1 (Abb. C IV 2c). Der in den 3 Abbildungen unterschiedliche Schnittpunkt der Geraden mit der Abszisse entspricht dem tatsächlichen Alter der Versuchstiere. Während die Tiere von Abb. C IV 2a,c kurz nach der Häutung in die jeweilige Versuchsbedingung gebracht wurden (Schnittpunkt bei oder nahe x = 0), bezieht sich Abb. C IV 2b auf Tiere, die während des gesamten Tages geschlüpft sind (die Verlängerung der Regressionsgeraden schneidet die Abszisse in der Mitte der Lichtzeit vor x = 0). Der Versuch, die Kutikularhythmik einige Tage nach der Häutung durch Inversion des LD umzusynchronisieren, gelang nicht. Es zeigte sich keine Verschiebung in der Schichtenbildung (Abb. C IV 1k). Die Steigungen der Regressionsgeraden vor und nach dem Obergang DL/LD sind nur ge-

---

Abb. C IV 1a-m
Querschnitte durch die Kutikula der Tibia von Schaben der Art *Leucophaea maderae (L.m.)* und *Blaberus fuscus (B.f.)* dargestellt im Polarisationsmikroskop. Die Tiere wurden unter folgenden Bedingungen gehalten: LD 12 : 12 (400 lx : 0 lx), LL (450 lx), RR (5 µW/cm²)
Ex = Exokutikula, En = Endokutikula.
Es sind jeweils die Tage nach der Häutung genannt.
a. *L.m.* 8 Tage LD
b. *B.f.* 6 Tage LD
c. *B.f.* 2 Tage LD, 2 Tage LL, 10 Tage RR
d. *B.f.* 2 Tage LD, 2 Tage LL, 3 Tage RR
e. *L.m.* 9 Tage DD
f. *L.m.* 8 Tage LL
g. *L.m.* 8 Tage RR
h. Larve von *L.m.* 8 Tage RR
i. Larve von *L.m.* 13 Tage RR, es sind nur 7 Schichten gebildet.
k. *L.m.* 2 Tage LD, anschließend für 8 Tage inverser LD
l. *L.m.* RR, am 10. Tag (Pfeil) Lichtpuls (12 Std. und 80.000 lx), der die Laufaktivitätsrhythmik um 10 Std. verschob.
m. *L.m.* RR, am 9. Tag (Pfeil) Lichtpuls (10 Std. und 50.000 lx), zu einer Phase der LARh., zu der kaum Reaktion auftritt.

ring unterschieden, eine Phasenverschiebung ist nicht absicherbar (Abb. C IV 3). Betrachtet man nur die Punkte vom 4. bis 10. Tag nach der Inversion, so ist der Unterschied zwischen den Steigungen vor und nach DL/LD noch geringer, die Verschiebung zwar etwas größer, jedoch in entgegengesetzter Richtung ($y = 0{,}9x - 0{,}19$; $r = 0{,}97$).

Nach Lichtpulsen, die in Bezug auf die LARh. zu verschiedenen

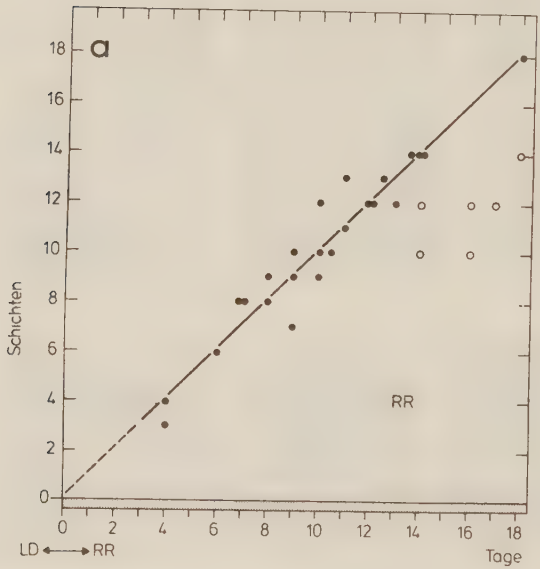


Abb. C IV 2a-c
Anzahl der hellen Kutikulaschichten in Abhängigkeit vom zeitlichen Abstand zur Imaginalhäutung. Die als Kreise markierten Meßpunkte wurden für die Berechnung der Regressionsgeraden nicht verwendet, da die Bildung der Endokutikula wahrscheinlich schon vor dem Zeitpunkt der Amputation beendet war. Die Tiere lebten unter folgenden Bedingungen: LD 12 : 12 (400 lx : 0 lx), RR (5 - 40 µW/cm²)

a. Die Tiere sind im LD geschlüpft und kurz nach der Häutung in RR bei 28°C ± 1° gebracht worden. Die Regressionsgerade genügt der Gleichung $y = x + 0{,}14$ ($r = 0{,}96$)
b. Die Tiere sind seit vor der Häutung bis zur Amputation im LD ($y = 0{,}95x + 0{,}31$; $r = 0{,}98$)
c. Die Tiere sind am frühen Morgen im Naturtag geschlüpft und wurden kurz darauf in inversen LD gebracht ($y = x$; $r = 1{,}0$)

Abszisse: Tage seit der letzten Häutung; Ordinate: Anzahl der Kutikulaschichten.

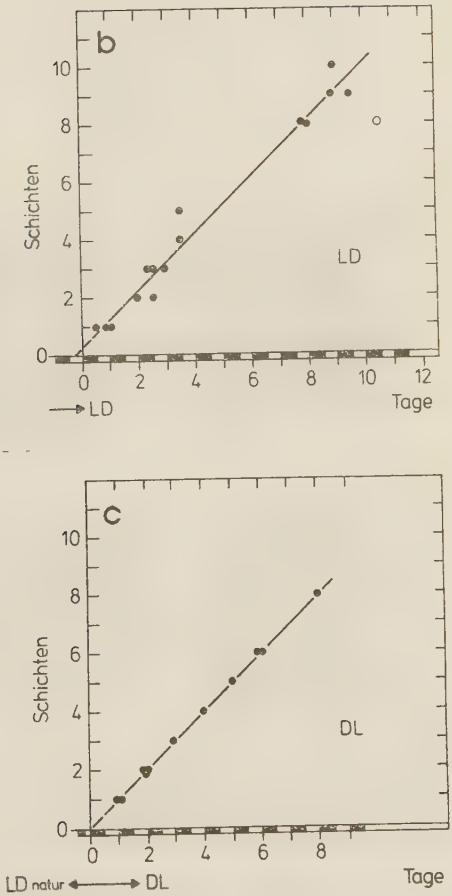


Abb. C IV 2b+c

Phasen gegeben wurden, ist in der Kutikularhythmik keine Veränderung zu erkennen (Abb. C IV 11,m).

Eine rhythmische Schichtenbildung in der Endokutikula ist auch bei bilobektomierten Tieren der Art *Blaberus fuscus* unter Dauerbedingungen nachweisbar. Abb. C IV 4a,b zeigt Beispiele. In beiden Fällen stimmt jedoch die Anzahl der Schichten mit der Zahl der Tage seit der Imaginalhäutung nicht überein. Es fehlt jeweils eine

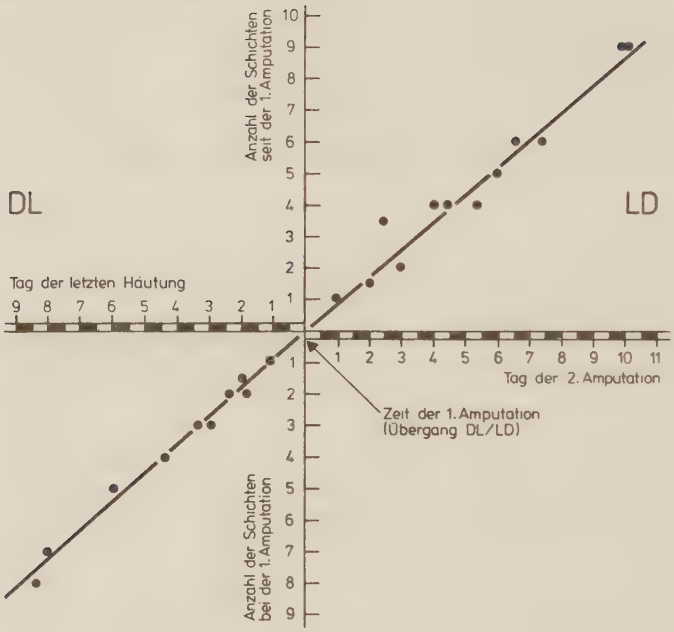


Abb. C IV 3
Wie Abb. C IV 2, jedoch wurden die Tiere seit der Imaginal-Häutung für unterschiedlich lange Zeit im DL gehalten. Nach einer ersten Amputation (Ende Licht) wurden sie in einem inversen LD (doppeltes Licht) wiederum nach unterschiedlich langer Zeit ein zweites Mal amputiert (DL: y = 0,91x - 0,01; r = 0,99; LD: y = 0,86x + 0,11; r= 0,97).

Schicht. Ob dies der Ausdruck einer Periodenlänge größer als 24 Std. ist oder durch die Beendigung der Schichtenbildung schon vor der Amputation verursacht wurde, kann wegen der kleinen Anzahl der untersuchten Tiere (13) nicht entschieden werden. Die Bildserie von Abb. C IV 4c-f kann beide Möglichkeiten bestätigen. Einerseits wird pro Tag weniger als eine Doppelschicht gebildet, was sich erst nach einigen Tagen beobachten läßt (Abb. C IV 4e) und für eine Periodenlänge von etwa 26 Std. spräche. Andererseits sind nach 13 Tagen nur 8 Doppelschichten vorhanden. Das deutet auf eine Beendigung der Schichtenbildung nach 8 - 9 Tagen hin.

Als Kontrolle für die erfolgreiche Bilobektomie diente die Registrierung der Laufaktivität. Während die intakten Kontrolltiere eine klare Rhythmik zeigten (Abb. C IV 5a), fand sich bei den operierten Tieren keine Andeutung (Abb. C IV 5b,c).

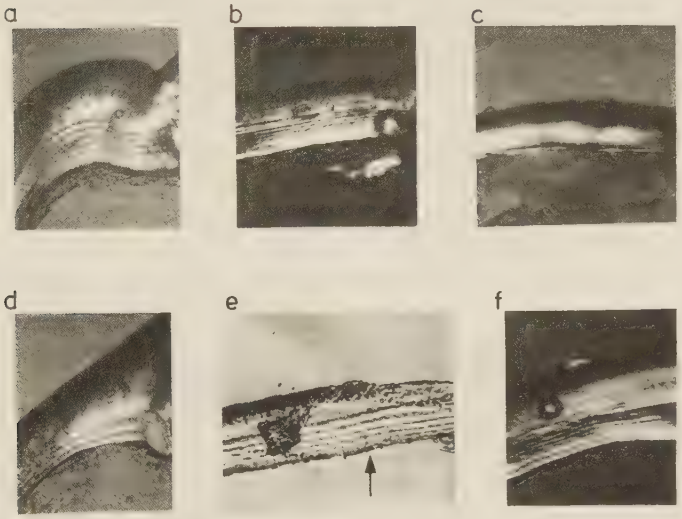


Abb. C IV 4a-f
Schichtenbildung unter konstanten Bedingungen bei bilobektomierten Schaben der Art *Blaberus fuscus*: LL (450 lx), RR (5 µW/cm²)
a. 9 Tage nach der Imaginalhäutung, LL
b. 10 Tage nach der Imaginalhäutung, RR
Weitere Erklärungen im Text.
Kutikulaschichten *eines* bilobektomierten Tieres mit unterschiedlichem zeitlichen Abstand zur Imaginalhäutung:
c. nach 1 Tag LL, eine Doppelschicht
d. nach 1 Tag LL und 2 Tagen RR, drei Doppelschichten
e. nach 1 Tag LL und 5 Tagen RR, 5 Doppelschichten, eine 6. wird gebildet (Pfeil)
f. nach 1 Tag LL und 12 Tagen RR, 8 Doppelschichten wurden gebildet.
Weitere Erklärungen im Text.

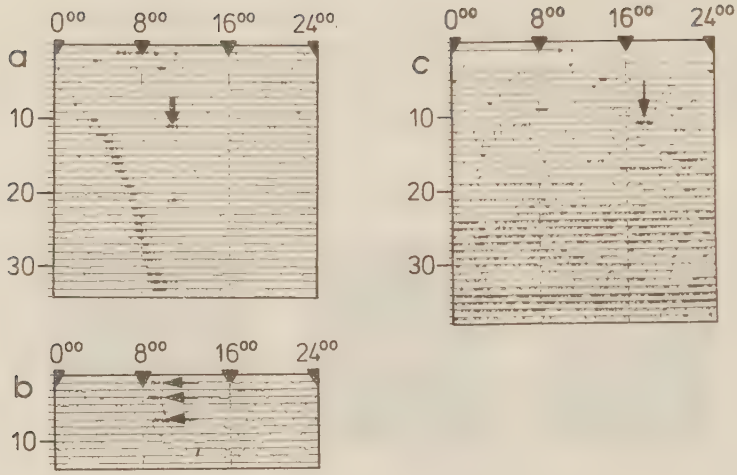


Abb. C IV 5a-c
Beispiele für Aktogramme von *Blaberus fuscus* im RR
a. intakte Kontrolle, dasselbe Tier wie Abb. C IV 1c,
b., c. bilobektomierte Tiere, b. dasselbe Tier wie Abb. C IV 4b
c. dasselbe Tier wie Abb. C IV 4c-f
Pfeile zeigen auf die Zeitpunkte der Amputation.

D Diskussion

Mit der *Laufrolle* wird das Verhalten der registrierten Schabe auf zwei Kategorien reduziert: Laufen und Nichtlaufen, Aktivitäten wie Antennenschwenken, Putzen, Aufnahme von Futter und Wasser, Imponierverhalten und wirkliches "Schlafen" werden dabei als Nichtlaufen registriert. Trotzdem erscheint mir die Registrierung in dem Laufrad sinnvoll, denn es ermöglicht in den meisten Fällen, eine klare Tagesrhythmik der Laufaktivität zu erkennen. Im Vergleich zu den von ROBERTS (1960) und LIPTON und SUTHERLAND (1970a) benutzten Methode hat das von mir verwendete Laufrad durch den inneren Kern (Abb. B 1 Schraffur) folgende Vorteile:

1. Das Tier hat keinen "unendlichen" Raum über sich, es kann sich während der Ruhezeit "verstecken". Dabei sitzt es meist quer in der Rolle.
2. Durch die "Tunnelwirkung" vergrößert sich die Aktivitätsmenge, was den Beginn klarer erkennbar macht.
3. Das Tier kann nicht in die Nähe der Achse oder auf die feste Seitenwange ausweichen (was in Vorversuchen häufig geschah), so daß jede Laufaktivität wirklich durch Drehung der Laufrolle angezeigt wird. Auch die geringere Trägheit und gleichmäßigere Drehung der Rolle (endgültige Version) erhöhten die Klarheit des Aktogramms.

Die von LOHMANN (1966) vorgeschlagene *Auswertung von Phasenverschiebungen* schien mir für meine Untersuchung nicht angebracht, da bei *Leucophaea* die Periodenlänge vor und nach Lichtpulsen nur gering variiert (77% der Fälle $\Delta\tau \leq 0{,}1$ Std.). Der maximale Fehler, der durch seine Methode veringerbar wäre, betrüge bei einem $\Delta\tau$ von 0,2 Std. 15 Min. (etwa 4 Winkelgrad), ein Betrag, der in Bezug auf die Variabilität der Phasenresponsekurven nur gering ist.

Das *Laufaktivitätsmuster von Larven* ist sehr viel unregelmäßiger als das von adulten Männchen. Das deutet auf eine schwache endogene Steuerung hin, sofern die Larven überhaupt eine besitzen. Bei der Winkerkrabbe *Uca* finden sich ähnliche Aktivitätsmuster. LOHMANN et al. (1974) und KAISER und LEHMANN (1975) beschreiben sie durch ein stochastisches Modell. Es ist denkbar, daß auch bei Larven von *Leucophaea* die Laufaktivität durch stochastisches Abwechseln von Aktivitäts- und Ruhephasen entsteht. Zur Prüfung dieser Hypothese sind jedoch weitere Untersuchungen nötig.

Nach ROBERTS (1960) ist die *Laufaktivitätsrhythmik von weiblichen Schaben* unregelmäßiger als die von Männchen. Das Aktivitätsmuster von Weibchen in meinen Experimenten läßt sich durch Befunde aus der Literatur erklären. Nach WHARTON und WHARTON (1957), F. ENGELMANN (1960), BARTH (1961) u.a. geben weibliche Schaben entsprechend ihrem Sexualzyklus Locksubstanzen ab. Die Produktion dieser "sex attractants" steigt während der 2. Woche nach dem Schlüpfen zu einem Maximum an (WHARTON und WHARTON 1957), also dann, wenn das Weibchen seine erste Laufaktivitätsrhythmik zeigt. Nach F. ENGELMANN (1957) erfolgen bei jungfräulichen Weibchen (um solche handelte es sich bei meinen Versuchen) von *Leucophaea maderae* jede 4. oder 5. Woche Ovulationen. Jedoch wurden auch größere Abstände gemessen. Auch das entspricht den von mir registrierten Aktogrammen. Weibliche Tiere scheinen also in ihrer Laufaktivität eine Überlagerung der ciradianen Rhythmik und ihres Ovarialzyklus zu zeigen. LIPTON und SUTHERLAND (1970a) finden in ihren Experimenten bei einem Teil der weiblichen Tiere von *Periplaneta americana* ein von den Männchen verschiedenes Aktivitätsmuster, das sie mit dem Ovarialzyklus in Verbindung bringen.

Periodenlängen unter 24 Std. sind in meinen Untersuchungen für *männliche Leucophaea* "normal". Dabei ist das Spektrum relativ schmal. Längere Perioden sind einmalige Fälle und mit Veränderungen der umgebenden Bedingungen in Verbindung zu bringen (Obergang von schwachem RD nach RR, wobei jeweils am Anfang des RR zusätzlich ein Maskierungseffekt auftrat.) Das Tier von Abb. C II 3 zeigte später unter verschiedenen Lichtbedingungen nur Perioden kürzer als 24 Std., die lange Periode war also keine individuelle Eigenschaft. Es ist anzunehmen, daß der zugrundeliegende Oszillator durch Umwelteinflüsse auf diese niedrige Frequenz fest eingestellt wurde. Die übrigen Fälle von $\tau > 24$ Std. traten nach Lichtpulsen auf (Abb. C I 6). Die Periodenlänge blieb jedoch nicht konstant, sondern verkürzte sich kontinuierlich, ohne daß die Bedingungen verändert wurden. Auch das spricht für eine exogene Beeinflussung des Oszillators, dessen Frequenz jedoch nicht beim niedrigen Wert eingerastet bleibt, sondern sich kontinuierlich zum "normalen" Bereich hin verändert. Wiederholter Wechsel von DD und LL zeigt, daß sich die "Spontan"-Frequenz durch Wechsel äußerer Bedingungen tatsächlich verändert (LOHMANN 1967b). Sie ist nicht individuell und für bestimmte Bedingungen festgelegt.

LOHMANN (1967a) berichtet für *Leucophaea* im DD höhere Durchschnittswerte der Periodenlänge (23,84 Std.) als ich sie finde (22,8 bzw. 23,1 Std.). Jedoch gibt er keine Versuchstemperatur an, so daß ein direkter Vergleich nicht möglich ist.

Für die Registrierung der LARh. von Schaben unter *Konstantbedingungen* wurde bisher meist DD benutzt (u.a. ROBERTS 1960, NISHIITSUTSUJI-UWO et al. 1967, LIPTON und SUTHERLAND 1970a, b, PITTENDRIGH und CALDEROLA 1973). Allerdings wirkt sich DD komplizierend auf die Versuchsdurchführung aus. Jedes Kontrollieren der Laufrollen wäre mit einem Störlicht verbunden, ohne häufigere Kontrolle ist mit Ausfällen zu rechnen. ROBERTS (1960) berichtet von Veränderungen des Freilaufs durch Einwirkung "unmeßbar niedriger Lichtintensitäten". Deshalb sind Versuche im schwachen LL weniger störanfällig. Für *Blatta* (GUNN 1940) und *Periplaneta* (HARKER 1956) wird das Ausdämpfen der Rhythmik im LL berichtet. Nach BÜNNING (1958b) ist die LARh. von *Periplaneta* unter schwachem LL (etwa 1 lx) sehr gut registrierbar. Er macht jedoch keine Aussage über die Dauer. Z.T. über mehrere Wochen kann ROBERTS (1960) die LARh. von *Byrsotria*, *Periplaneta* und *Leucophaea* im LL registrieren. WOBUS (1966b) beschreibt für die LARh. von *Blaberus* im LL ein Auflösen der Periodik bei hohen Intensitäten. Um LL-Effekte möglichst gering zu halten, bot sich RR als Konstantbedingung an:
Die *Drosophila*-Schlüpfrhythmik dämpft unter LL aus (PITTENDRIGH 1966), läuft unter RR aber wie im DD weiter (HONEGGER 1967). Bei Schaben werden synchronisierende Lichtreize über die Komplexaugen aufgenommen (ROBERTS 1965; NISHIITSUTSUJI-UWO und PITTENDRIGH 1968b), deren Sensibilität um 660 nm nur sehr klein oder gleich Null ist (bei *Periplaneta*: WALTER 1958, MOTE und GOLDSMITH 1970, siehe Abb. D 2).

Trotzdem finden sich bei *Leucophaea* Unterschiede im Verhalten unter DD- und RR-Bedingungen. Die Spontanfrequenz von Tieren, die im RD Entrainment, relative Koordination oder Freilauf zeigen, unterscheidet sich im vorangehenden bzw. nachfolgenden RR charakteristisch. Dies ist im DD nicht nachweisbar. Eine Erklärung ist nicht möglich, evtl. ist dieses Phänomen auf die geringe Anzahl der Fälle im DD zurückzuführen.

Die unterschiedliche Periodenlänge im RR und DD bei 9 Tieren muß auf Veränderungen von Oszillatoreigenschaften durch die Licht-

bedingungen zurückgeführt werden. Die Reaktion auf den Wechsel der Konstantbedingungen tritt individuell nach unterschiedlicher Zeit und in unterschiedlichem Grade auf (Abb. C I 7). Das wurde bei *Leucophaea* auch nach Gabe von Lithium-Ionen im Trinkwasser gefunden (HOFMANN et al. 1978). In diesen Versuchen gibt es ebenfalls Tiere, die sofort, verzögert und/oder in zwei Stufen reagieren.

Daß bei 2/3 der Tiere, die eine unterschiedliche Periodenlänge zeigen, diese im RR kürzer ist als im DD, widerspricht der circadianen Regel von ASCHOFF (1959), könnte aber nach ERKERT (1969) erklärt werden.

ROBERTS (1960) berichtet für Schaben der circadianen Regel entsprechende Ergebnisse, er findet im LL (0,1 - 25 fcdl. etwa 1 - 250 lx) Periodenverlängerungen (Größenordnung 20 Minuten), die jedoch nicht eindeutig mit der Lichtintensität korreliert sind. Auch nach LOHMANN(1967a, b) ist die Freilaufperiode bei *Leucophaea* im LL länger als im DD ($\Delta\tau$ = 0,5 Std. bei 0,5 - 5 lx). In meinen Versuchen sind die durchschnittlichen Periodenlängen im DD und RR für gleiche Temperaturen gleich und auch die Verteilungen unterscheiden sich kaum. Demnach wirkt RR nicht wie LL.

Bei Finkenvögeln und Siebenschläfern beeinflußt die Beleuchtungsstärke des LL die Frequenz der Freilaufperiodik stark, bei Hamstern und Palmhörnchen relativ schwach. In der ersten Gruppe wirkt Licht als stärkerer Zeitgeber als in der zweiten, was aus den Resynchronisationszeiten nach Verschiebung des LD geschlossen werden kann (Zusammenfassung HOFFMANN 1969b). Demnach beeinflussen *"Faktoren, die starke Zeitgeber sind, auch die Periodenlänge in konstanten Bedingungen stark"* (HOFFMANN). Genau das entspricht der Wirkung von Rotlicht auf die LARh. von *Leucophaea*. RD-Wechsel sind schwache Zeitgeber und die Freilaufperioden im DD und RR unterscheiden sich statistisch nicht, obwohl in Einzelfällen Unterschiede auftreten. Ein Ausdämpfen der endogenen Rhythmik wurde im RR ($\lesssim$ 170 µW/cm²) nicht gefunden.

Da Rotlicht die LARh. nur schwach oder gar nicht beeinflußt, spricht vieles für die Benutzung von RR als "funktionellem Sicherheitslicht". Es ist für *Leucophaea* jedoch keine echte Dunkelheit. Darauf weist die unterschiedliche Maskierung beim Obergang RD/RR und RD/DD (Abb. C I 10 und C II 3) hin. Auch elektrophysiologische Untersuchungen zeigen (UNBEHAUEN und WIEDENMANN, in Vorb.), daß die Komplexaugen von *Leucophaea* das in meinen Untersuchungen benutzte

Rotlicht perzipieren, unabhängig davon, ob die LARh. im RD synchronisiert oder relativ koordiniert ist oder freiläuft. Demnach sind auch unterschiedliche τ_{DD} und τ_{RR} nicht auf unterschiedliche Empfindlichkeit der Augen zurückführbar.

Für den Beginn der Laufaktivität ist nicht allein die innere Uhr verantwortlich. Das zeitliche Muster wird auch von anderen Faktoren, die keine Interaktion mit der Uhr besitzen, direkt beeinflußt. Hunger, Durst, Suche nach Sexualpartnern oder allgemeines "Unwohlsein" können die Steuerung des Oszillators "maskieren" (ASCHOFF 1960). Um die Komponente der endogenen Rh. klarer erkennen zu können, muß die "Umwelt" möglichst reizarm sein ("Konstant"-Bedingungen).

Futter- und Wassermangel kann ein Faktor sein, der die Spontanperiode einer freilaufenden Rhythmik scheinbar verkürzt, bzw. sie in Hyperaktivität verschwinden lassen kann. Nach Ende der Einwirkung tritt wieder die alte Periode ohne Phasenverschiebung auf. Der Oszillator ist also während des Futter- oder Wassermangels - äußerlich unsichtbar - unbeeinflußt weitergelaufen.

Entsprechendes gilt für Maskierungen, die durch Veränderung der Lichtbedingungen entstehen. Der Aktivitätsbeginn biegt hier jedoch nicht schlagartig zurück, wie bei den Hungerversuchen, sondern er wird erst allmählich eingefangen und an den kontinuierlich weiterlaufenden Oszillator angeglichen. Das kann durch ein langsames Abschwächen der Wirksamkeit der maskierenden Bedingung ("Gewöhnung") oder - entsprechend dem transient-Modell von PITTENDRIGH et al. (1958) - durch Trennung und langsamer Wiederangleichung zweier Oszillatoren erklärt werden. Abb. D 1 könnte letztere Interpretation beschreiben. Beim Obergang von RR nach DD springt der Aktivitätsbeginn vor und vereinigt sich nach mehreren Tagen mit Aktivitätsschüben, die kontinuierlich an den Aktivitätsbeginn im RR anschließen.

In den Untersuchungen von ROBERTS (1960) und NISHIITSUTSUJI-UWO et al. (1967) steht jedes Laufrad in einem extra beleuchtbaren Behälter. In solchen kleinen Einheiten sind die Bedingungen nur unter Aufwand konstant zu halten (z.B. Erwärmung durch Lampen). Gerade konstante Temperatur war bei meinen Untersuchungen über die Wirksamkeit von RD jedoch wichtig. Deshalb waren in meiner Versuchsanordnung die Laufräder mit Tieren, die gleiches Lichtprogramm erhielten, nicht durch Zwischenwände getrennt, sondern standen in Regalen

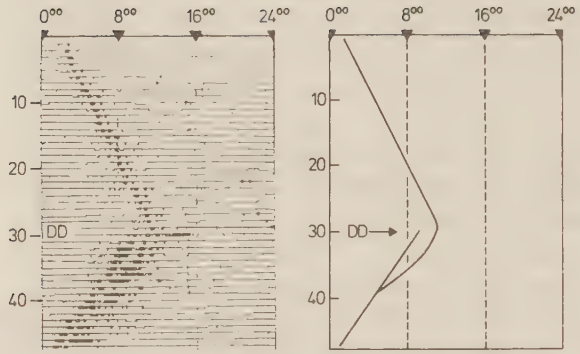


Abb. D 1
Aktogramm von *Leucophaea* mit Maskierung beim Obergang von RR nach DD. Es treten kurzfristig zwei Aktivitätsschübe auf, deren Anfang jeweils in einer Fluchtlinie liegt und der Ausdruck einzelner Oszillatoren sein kann, die vorher und nachher synchron laufen. Das Linienschema verdeutlicht das.

neben- und übereinander in einer großen Klimakammer. Obwohl Schaben gesellige Tiere sind, konnte unter diesen Bedingungen (es war kein Körperkontakt möglich) keine gegenseitige Beeiflussung gefunden werden (Abb. C I 12). WEVER (1975) beschreibt für Gruppenversuche beim Menschen unter Freilaufbedingungen gegenseitiges Entrainment. Sogar bei interner Desynchronisation sind jeweils Aktivitäts- und vegetative Körperrhythmen von allen Versuchspersonen miteinander synchronisiert - ein Hinweis auf unterbewußte Interaktion. Bei Schaben scheinen soziale Faktoren als Zeitgeber keine Rolle zu spielen. Auch Pheromone (KARLSON und BUTENANDT 1959), die von weiblichen Schaben entsprechend ihrem Sexualzyklus abgegeben werden (WHARTON und WHARTON 1957) und für die Partnersuche maßgeblich sind (F. ENGELMANN 1960, BARTH 1961, 1962) beeinflussen bei *Leucophaea* die LARh. von männlichen Tieren nicht. Das ist ein erstaunlicher Befund, denn diese für den Fortbestand der Art wichtigen Kommunikationsmittel können schon in Mengen von 10^{-7} µg Reaktionen hervorrufen (JACOBSON et al. 1963).

Cyclische Faktoren

Die endogene Tagesrhythmik ist eine selbsterregte, nicht lineare Oszillation (PITTENDRIGH und BRUCE 1957; PITTENDRIGH 1958; WEVER 1962) mit einer Eigenperiode ("Freilaufperiode"), die durch exogene Oszillatoren mitgenommen ("entrained","synchronisiert") werden kann (PITTENDRIGH 1965). Wie bei unipolar gekoppelten Schwingungssystemen hängen die Mitnahmeeigenschaften von Merkmalen der Einzelschwingungen und den Kopplungseigenschaften ab. Die Erregerschwingung entspricht dem Zeitgeber. Die Eigenschaften des Rezeptors und der Weiterleitung im Organismus zur "inneren Uhr" entsprechen der Kopplung bei Systemen in der Technik.

Eigenschaften des Kopplungsgliedes

Die Resynchronisationsversuche an *Leucophaea* mit photonengleichem Grün- und Rotlicht während der Hellzeit eines LD (Abb. C II 1b, Tabelle C II 1) zeigen Eigenschaften des Kopplungsgliedes Photorezep-

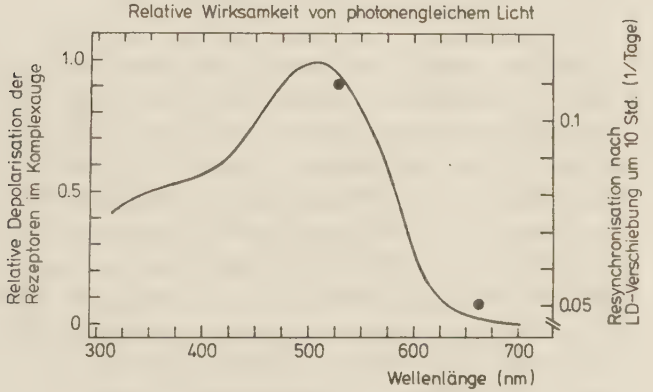


Abb. D 2
Die relative Wirksamkeit von photonengleichem Licht
1. auf die Depolarisation der Rezeptorzellen im Komplexauge der Schabe *Periplaneta* linke Ordinate, (nach MOTE und GOLDSMITH 1970) in Abhängigkeit von der Wellenlänge (——),
2. auf die 10stündige Verschiebung des Synchronisationszeitpunktes mit Grünlicht- und Rotlicht-Dunkel-Wechsel (●).

tor. Die unterschiedlich schnelle Reaktion der LARh. entspricht der Empfindlichkeit der Komplexaugen bei Schaben (Abb. D 2).

Grünlicht, das nahe eines Perzeptionsmaximums liegt, wirkt sich auf die Resynchronisationsgeschwindigkeit doppelt so stark aus, wie Rotlicht, das nur sehr schwach perzipiert wird. Im RD und GD zeigt die Verschiebung der Rhythmik für gleiche Tiere ähnliche Tendenzen. Tiere, die im GD relativ wenig Zyklen zur Resynchronisation brauchen, zeigen auch meist im RD eine schnellere Reaktion. Das könnte mit einer unterschiedlichen Empfindlichkeit der Augen einzelner Tiere zusammenhängen. Eine weitere Möglichkeit wäre, daß dies ein Ausdruck von individuell unterschiedlichen Freilaufperioden ist, die sich auf die Resynchronisation auswirken können (ASCHOFF et al. 1975). Drittens könnte die individuelle Stärke der Rhythmik ("Amplitude") Einfluß auf die Geschwindigkeit der Resynchronisation haben. Im zweiten und dritten Falle wäre der beschriebene Effekt nicht nur durch Eigenschaften des Kopplungsgliedes (Photorezeptor mit anschließenden neuralen Efferenzen) hervorgerufen, sondern auf eine Beteiligung des biologischen Oszillators zurückzuführen.

Eigenschaften der selbsterregten Schwingung

Relative Koordination (v. HOLST 1939) tritt bei *Leucophaea* in einigen Fällen im RD auf. Sie wurde für verschiedene biologische Objekte für tagesperiodische Prozesse erwähnt. BRUCE (1960) beschreibt sie in Experimenten von HOLLMANN bei Hamstern unter LD von verschiedener Länge, ENGRIGHT (1965) bei Buchfinken in Skelettphotoperioden. WEVER (1967) findet beim Menschen relative Koordination in tagesperiodischem Wechsel von elektromagnetischen 10-Hz-Feldern. HOFFMANN (1968a) beschreibt sie bei Eidechsen, die in schwachen Temperaturwechseln gehalten werden. Relative Koordination tritt in Bedingungen auf, in denen schwache Zeitgeber wirken. Die endogene Tagesrhythmik wird von diesen zwar nicht synchronisiert, es besteht aber eine geringe Beeinflussung, die einen ungestörten Freilauf verhindert. Dabei verändert sich die Periodenlänge jeweils in Abhängigkeit von der Phasenlage des Aktivitäts-Beginns zum Zeitgeber in der Weise, daß beide möglichst lange in der Nähe der physiologischen Phasenbeziehung bleiben bzw. diese wieder schnell erreicht wird. Tiere, deren Rhythmik im RD synchronisiert ist, zeigen im RR eine durchschnittliche Periodenlänge, die nahe an 24 Std. liegt. Tiere

mit im RD relativ koordinierter bzw. freilaufender Rhythmik besitzen ein kürzeres $\hat{\tau}$. Die LARh. von *Leucophaea* wird durch den schwachen Zeitgeber RD mitgenommen, wenn sich beide Periodenlängen nur wenig unterscheiden. Je geringer der Unterschied ist, desto schwächer kann der Zeitgeber sein, um den biologischen Oszillator noch zu synchronisieren. In 25°C tritt bei einem RD mit 140 - 170 µW/cm² während der Lichtzeit Entrainment und Freilauf gleich häufig auf. Bei dieser Temperatur beträgt die durchschnittliche Freilauf-Periodenlänge unter Dauerbedingungen 23,1 Std. In 28°C ($\bar{\tau}$ = 23,4) ist bei 11 - 40 µW/cm² Entrainment dreimal und bei 4 - 10 µW/cm² noch doppelt so häufig wie Freilauf. Daraus kann geschlossen werden, daß im Vergleich zur Freilaufperiode die Energie des Rotlichtes für die Synchronisation keine große Rolle spielt. Tatsächlich haben elektrophysiologische Untersuchungen (UNBEHAUEN und WIEDENMANN in Vorb.) gezeigt, daß alle Tiere, unabhängig davon, ob sie im RD-Wechsel synchronisiert waren, freiliefen oder relative Koordination zeigten, das benutzte Rotlicht perzipieren konnten.

Die unterschiedliche Reaktion der LARh. auf RD ist wiederum vergleichbar mit Reaktionen von nichtlinearen Schwingungssystemen (WEVER 1962). Im Zieh- oder Mitnahmebereich richtet sich die selbsterregte Schwingung streng nach der Frequenz der Erregerschwingung, außerhalb zeigt sie ihre Eigenfrequenz: sie läuft frei. In den Randbereichen tritt relative Koordination auf (Abb. D 3). Eine weitere Eigenschaft nichtlinearer Schwingungen kann bei der Aktivitätsrhythmik von *Leucophaea* gezeigt werden. Eine im RD bereits synchronisierte Rhythmik bleibt auch unter extrem schwachen Lichtenergien (0,5 µW/cm²!) erhalten, während eine freilaufende Rhythmik erst mit höheren Energien "eingefangen" werden kann. Bei der Verschiebung eines schwachen RD gilt das Gleiche: die vorher synchronisierte Rhythmik läuft anschließend frei bzw. zeigt relative Koordination. Das heißt, die Grenzen des Mitnahmebereiches sind sogar für dasselbe Tier nicht eindeutig gegeben. Das läßt sich damit erklären, *"daß häufig (bei nicht linearen Schwingungen) der statische 'Halte'-Bereich, innerhalb dessen eine einmal erreichte Synchronisation erhalten bleibt, größer ist als der dynamische 'Fang'-Bereich, innerhalb dessen eine vorher nicht synchronisierte Schwingung eingefangen wird"* (WEVER 1962).

Ein Oberschießen der Rhythmik über den Dunkelbeginn hinaus (Abb. C II 4) wird in entsprechender Weise von ASCHOFF et al. (1975)

für Vögel beschrieben. Im Gegensatz zu *Leucophaea* ist dieses Verhalten dort jedoch eine Frage der Interpretation der Daten. Da bei *Leucophaea* der Vorgang mehrere Tage dauert, ist das Phänomen klar erkennbar.

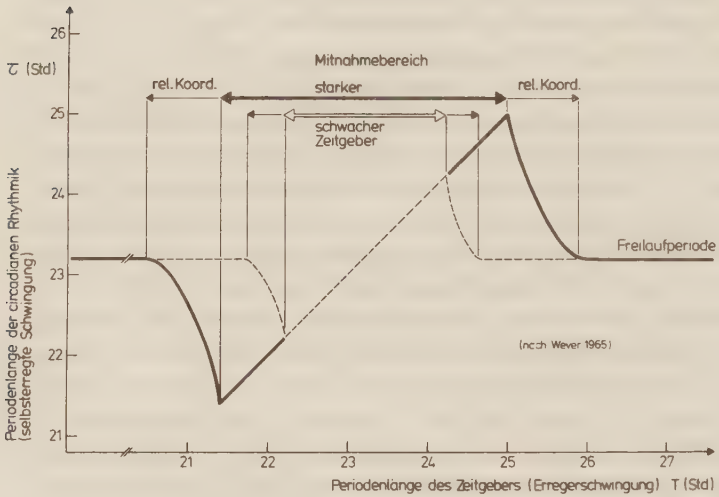


Abb. D 3
Abhängigkeit der Reaktion einer selbsterregten Schwingung von einem externen Zeitgeber (Erregerschwingung); näheres siehe Text (nach WEVER 1965).

Außer LD- und Temperatur-Wechsel können noch andere zyklische auftretende Faktoren eine endogene Rhythmik synchronisieren. Bei Vögeln und Kleinsäugern wurden bisher Artgesang, Geräusch und sozialer Kontakt gefunden (Zusammenfassung: HOFFMANN 1969b). Bei dem Isopoden *Excirolana* wirkt Wasserturbulenz als Hauptsynchronisator (ENTRIGHT 1976).

Bei *Leucophaea* machte ich im RD Versuche, in denen 6 Tiere in ihren Laufrädern einmal pro 24 Std. 1 Min. geschüttelt wurden (Abb. C II 5a-c). Wenn auch eine Summation der Reize nicht ausschließbar ist, so dürfte die Rhythmik jedoch hauptsächlich auf die Zeitmarke des Schüttelns reagiert haben. Das kann aus folgendem geschlossen werden:

1. Trat bei der Behandlung mit beiden Zeitgebern Entrainment auf, so war der Aktivitätsbeginn nicht mit dem Dunkelbeginn synchron, sondern lag 2 - 5 Std. davor.
2. Als die Schüttelzeitmarke wegfiel, zeigten mit einer Ausnahme alle Tiere im RD Freilauf, unabhängig davon, ob ihre Rhythmik vorher synchronisiert oder rel. koordiniert war oder freilief.

Das einzige Tier, das auch nach Beendigung des Schüttelns eine etwa 24stündige Periodenlänge zeigte, behielt die unter 1 erwähnte Phasenbeziehung über 2,5 Monate bei (Abb. C II 5a). Die dabei auftretenden großen Schwankungen sprechen für eine schwache Zeitgeberwirkung (die endogene Rhythmik ist knapp innerhalb des "Halte"-Bereiches). Da das Tier im RR sofort eine klare Freilauf-Periode (23,5 Std.) zeigte, ist die Zeitgeberwirkung klar nachgewiesen (HOFFMANN 1969). Dieses Beispiel zeigt, daß ein Licht-Dunkel-Wechsel nicht in bestimmte Phasen der beobachtbaren Rhythmik fallen muß, um diese zu synchronisieren. Geht man davon aus, daß die "innere Uhr" im synchronisierten Zustand eine feste Phasenbeziehung zum Zeitgeber hat, bedeutet das, daß der Aktivitäts-Beginn im Bezug auf den zugrundeliegenden Oszillator durch Außenfaktoren verschoben werden kann. Das entspräche im mechanischen Bild einer Zeit-Schaltuhr einer Verschiebung des Reiters. Betrachtet man jedoch Laufaktivität und Innere Uhr als zueinander unverschiebbare Einheit, müßte die Schabe den Phasenwinkel zum Zeitgeber messen und verrechnen können.

Das zeigt, daß "Freilaufperioden" von Aktivitätsrhythmen, die um 24 Std. schwanken und sich nicht über den exogenen Tag verschieben, auf ein verstecktes Entrainment hindeuten. Auch wenn dabei einzelne Tiere zu verschiedenen Tageszeiten aktiv werden, also einen unterschiedlichen Phasenwinkel zum exogenen Tag haben, kann das die Reaktion auf versteckte Zeitgeber sein (vergl. dagegen PITTENDRIGH und DAAN 1974).

Pulsförmige Störungen

Die Laufaktivitätsrhythmik bei Schaben reagiert auf *Pulse mit niedriger Temperatur* während des gesamten Zyklus mit delays. Darin stimmen meine Ergebnisse mit den bisher in der Literatur veröffentlichten überein (BÜNNING 1959, ROBERTS 1962). Jedoch differieren die Verläufe der Responsekurven im einzelnen (Abb. D 4), was even-

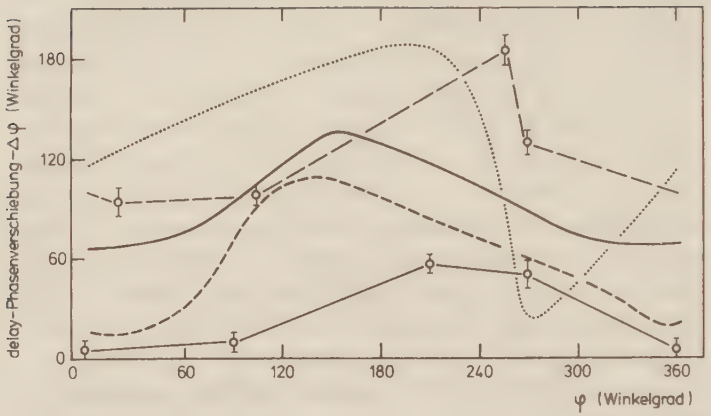


Abb. D 4
Phasenresponsekurven für Pulse mit tiefer Temperatur bei Schaben. Vergleich der eigenen Untersuchungen mit Literaturangaben, jeweils auf Pulsbeginn bezogen.
– – – – *Leucophaea* RR, 90 Winkelgrad Dauer, 1°C ± 1°
——— *Leucophaea*, RR, 120 Winkelgrad Dauer, 1°C ± 1°
····· *Leucophaea*, DD, 12 Stunden, 7°C (nach ROBERTS 1962)
o———o *Periplaneta*, LL, 6 Stunden, 5°C (nach BÖNNING 1959)
o– – –o *Periplaneta*, LL, 8 Stunden, 3°C (nach BÖNNING 1959)

tuell auf die jeweiligen Versuchsbedingungen (DD, LL, RR als Konstantbedingungen, Pulse mit unterschiedlicher Temperatur) zurückführbar ist. Diese Unterschiede spielen für eine grundsätzliche Interpretation jedoch keine Rolle.

Werden die Kurven in Bezug auf das Pulsende aufgetragen (Abb. D 5b), sind die jeweiligen großen oder kleinen Verschiebungen bei unterschiedlicher Pulslänge nicht charakteristisch für bestimmte Phasen. Sie sind zueinander verschoben. Dagegen sind die Verschiebungen für verschieden lange Pulse phasenbezogen, trägt man sie gegen Pulsbeginn auf (Abb. D 5a). Diese Tatsache unterstützt die Interpretation von BÖNNING (1959), nach der die Steuerung der Laufaktivitätsrhythmik der Schaben durch eine Kippschwingung mit Spannungs- und Entspannungsphase beschrieben werden kann: der schwingende Vorgang wird mit Beginn des Pulses unterbrochen und erst am Ende weitergeführt. Während des Pulses entspannt sich das System

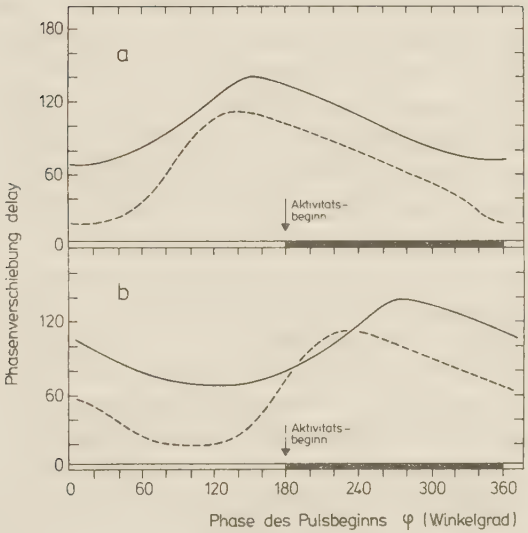


Abb. D 5a+b
Phasenresponsekurven für tiefe Temperatur (1°C ± 1°) von 90 (---) und 120 (——) Winkelgrad Dauer.
a. Auftragung als Funktion des Pulsbeginns
b. Auftragung als Funktion des Pulsendes.
Nach Pulsen von unterschiedlicher Länge stimmen die Bereiche mit großen und kleinen Phasenverschiebungen am besten überein, wenn der Pulsbeginn als Bezugspunkt benutzt wird.

langsam. Bei langen Pulsen wird eine völlige Entspannung erreicht. Es gibt also eine phasenspezifische Wirkung, die bei einer nicht zu langen Abkühlung vom *Beginn* des Pulses abhängt. Die Länge des Pulses bestimmt zusätzlich, wie groß die Phasenverschiebung endgültig wird (Parallelverschiebung der Kurven für 90 und 120 Winkelgrad). Zwar findet ROBERTS (1962) bei langen Pulsen (48 und 57 Std.) eine Abhängigkeit vom *Ende* des Pulses, jedoch kann das so interpretiert werden, daß die Rhythmik durch die Temperaturerhöhung am Ende des Pulses wieder neu angestoßen wurde, nachdem sie während der lang andauernden niedrigen Temperatur in einen völlig entspannten Zu-

stand gekommen war. Für kürzere Pulse ist der *Beginn* ausschlaggebend. Dagegen entsprechen sich bei der Schlüpfrhythmik von *Drosophila* die Phasenresponsekurven auf Pulse mit tiefer Temperatur von verschiedener Dauer am besten, wenn sie auf die Mitte des Pulses bezogen werden (CHANDRASHEKARAN 1974).

In einem weiteren Punkt unterscheiden sich die LARh. von *Leucophaea* und die Schlüpfrhythmik von *Drosophila*: letztere zeigt nach Pulsen mit tiefer Temperatur während des subjektiven Tages und der späten Nacht delays und während der frühen Nacht geringe advances (CHANDRASHEKARAN 1974, HAMM et al. 1975), was einer Phasensteuerung entspricht, die umgekehrt wie die von Lichtpulsen wirkt. *Leucophaea* zeigt dagegen nur phasenabhängig unterschiedliche delays, was durch "Einfrieren" des steuernden Systems beschrieben werden kann.

Obwohl die Anzahl der Pulsversuche mit *hoher Temperatur* nur gering ist, und nicht alle Phasen des Zyklus systematisch getestet wurden, sind die Ergebnisse klar interpretierbar. Eine etwa 10-stündige Erwärmung um 11°C wirkt sich nicht oder nur sehr schwach aus (maximale Phasenverschiebung 18 Winkelgrad, etwa eine Stunde). Eine Phasenabhängigkeit ist nicht feststellbar. Darin unterscheidet sich die Laufaktivitätsrhythmik von *Leucophaea* von anderen circadianen Rhythmen. Bei *Drosophila* finden sich deutliche Phasenverschiebungen nach Pulsen mit hoher Temperatur (bis zu 5 Stunden). MAIER (1973) berichtet nur von delays nach kurzen (3 - 5 Min.) Pulsen von 40°C. Nach ZIMMERMANN et al. (1968) und CHANDRASHEKARAN (1974) besitzen die Phasenresponsekurven für schwächere Temperaturpulse von längerer Dauer (3 - 12 Std.) Phasenverschiebungen in beiden Richtungen. Dabei sind die Kurven für Pulse mit hoher Temperatur spiegelbildlich zu denen mit tiefer Temperatur. In Analogie dazu müßte *Leucophaea* nach Pulsen mit hoher Temperatur nur advances zeigen. Es treten jedoch - wenn überhaupt ein Effekt erkennbar ist - nur delays auf. Das deutet darauf hin, daß Temperaturpulse bei *Leucophaea* anders in die circadiane Steuerung eingreifen als bei der Schlüpfrhythmik von *Drosophila*. Bei der Blütenblattbewegung von *Kalanchoe* wirken Pulse mit hoher Temperatur wie Lichtpulse (ENGELMANN et al. 1973). Auch das gilt für *Leucophaea* nicht.

Bei der Synchronisation durch Temperaturwechsel stellt sich die Rhythmik von *Drosophila* (ZIMMERMANN et al. 1968) und *Kalanchoe* (OLTMANNS 1960) mit ihrer physiologischen Tagphase auf die hohe Temperatur ein (das entspricht dem Licht im LD).

Auch *Leucophaea* kann durch Temperaturwechsel synchronisiert werden (ROBERTS 1962), d.h. die endogene Rhythmik besitzt eine feste Phasenwinkeldifferenz zu Außenfaktoren, was Kriterium für eine Phasensteuerung ist. Jedoch entspricht der Phasenwinkel nicht den physiologischen Verhältnissen: der Beginn der Aktivität liegt zur Zeit der maximalen Temperatur, was der Mittagszeit entspricht. Das spricht für einen direkten Einfluß der Temperatur auf die Laufaktivitätsrhythmik und ist ein weiterer Hinweis dafür, daß Temperatur über einen völlig anderen Mechanismus auf die LARh. von *Leucophaea* wirkt als Licht.

Lichtpulse

Um bei der Laufaktivitätsrhythmik von *Leucophaea* große Phasenverschiebungen zu erhalten, sind im Vergleich mit anderen Objekten sehr lange Pulse nötig. Eine Erhöhung der Lichtintensität wirkt sich nur schwach aus. Nur durch Variation der Pulslänge konnte eine starke und schwache Reaktion erreicht werden. Dabei stellt sich das Problem des Bezugspunktes. In der Literatur wird meist der Pulsbeginn benutzt. ASCHOFF (1965) zeigt drei Möglichkeiten auf: Pulsanfang, -mitte und -ende. Es erscheint mir natürlich, wenn gleiche Phasen, trotz unterschiedlicher Störpulslänge, qualitativ gleich reagieren, d.h. daß delays, advances, Nulldurchgänge, Phasensprung in gleichen Bereichen liegen. Bei *Leucophaea* zeigen die Phasenresponsekurven für Lichtpulse die beste Übereinstimmung, wenn auf die Puls*mitte* bezogen wird.

Die starken Phasenresponsekurven sind so aufgetragen, daß delays mit mehr als 180 Winkelgrad auftreten. Das ist gegen die Konvention, nach der delays von mehr als 180 Winkelgrad advances sind. Dies ist nicht nur eine formale Frage. Da von dieser Entscheidung die Lage des Phasensprunges (und damit eines etwaigen Singularitätspunktes) abhängt, folgen daraus schwingungstheoretische Konsequenzen. Ich habe mich für die asymmetrische Auftragung der starken Phasenresponsekurven aus folgenden Gründen entschieden:

1. Auch die schwachen Phasenresponsekurven sind asymmetrisch.
2. Obwohl diese Asymmetrie mit steigender Pulsstärke abnimmt, ist eine Kontinuität zwischen den einzelnen Kurven vorhanden, die bei einer symmetrischen Auftragung unterbrochen wäre.

3. Es entstünde innerhalb der advances bei der symmetrischen Auftragung eine Lücke (bei der 180 Winkelgradkurve von 40 Winkelgrad entsprechend etwa 2,5 Std.).

Für die asymmetrische Auftragung sprechen ebenfalls die von PAVLIDIS (1968) für lichtunempfindliche Organismen berechneten Phasenresponsekurven, die entsprechende Phasenverschiebungen zeigen (nach 10stündigen Pulsen maximale delays von 14 Stunden und maximale advances von 5 Std.).

Da bei den Lichtpulsen mit sehr hohen Intensitäten gearbeitet wurde, um starke Effekte zu erhalten, ist eine Wirkung der Strahlungswärme a priori nicht auszuschließen: die Phasenverschiebungen könnten auch auf Temperaturwirkungen zurückführbar sein. Das widerlegen jedoch die schwachen Effekte von etwa 10stündigen (150 Winkelgrad) Temperaturpulsen mit einer Erhöhung um 11°C (Abb. C III 2b). Bei dem Großteil der Lichtpulsversuche (siehe Methode S. 7) erhöhte sich die Temperatur meist nur um 1°C, maximal um 4°C. Ein etwaiger Temperatureffekt bei den Lichtpulsen ist also auszuschließen. Auch BÜNNING (1958) stellt nach 8stündigen Pulsen mit einer Temperaturerhöhung um 7°C bzw. 10° bei *Periplaneta* keine Phasenverschiebung fest.

Die LARh. von *Leucophaea* scheint gegen Unterschiede der Lichtintensität bei Lichtpulsen relativ unempfindlich zu sein. ROBERTS (1962) findet nach 12stündigen Pulsen und 2.000 lx eine Phasenverschiebung von 2 Std. Pulse, die etwa halb so lang sind und 25fach höhere Intensität besitzen, induzieren in meinen Versuchen zur gleichen Phase die gleiche Phasenverschiebung. Pulse von 90 Winkelgrad und Lichtintensitäten zwischen 20.000 und über 80.000 lx rufen Phasenverschiebungen mit nur geringen Unterschieden hervor (Abb. C III 3). Andererseits verdoppelt bzw. verdreifacht sich die Phasenverschiebung bei Pulsen von 90 Winkelgrad und 180 Winkelgrad bei gleicher Intensität (80.000 lx). Demnach ist die Phasenverschiebung nach Lichtpulsen bei *Leucophaea* viel stärker von der Pulslänge abhängig als von der Lichtintensität. Im Gegensatz dazu wirken bei der *Drosophila*-Schlüpfrhythmik Pulslänge und Lichtintensität in reziproker Weise (CHANDRASHEKARAN und ENGELMANN 1976).

Insgesamt reagiert die Schlüpfrhythmik von *Drosophila* viel empfindlicher auf Lichtpulse als die LARh. von *Leucophaea*. Die Standard-PRC vom starken Typ zeigt nach Pulsen von 15 Min. Dauer bei einer Intensität von 1.000 lx maximale Phasenverschiebungen von

jeweils 12 Std. (PITTENDRIGH und MINIS 1964). Bei *Leucophaea* gibt es nach etwa 6stündigen Pulsen mit 50.000 lx eine schwache PRC (Typ 1, WINFREE 1970) mit maximalen delays von 8 Std. und advances von 2 Std. Eine starke PRC (Typ 0, WINFREE 1970) findet sich erst nach Pulsen von etwa 10 Std. 40 Min. Dauer und 80.000 lx. Diese unterschiedliche Reaktion auf Licht bei der Aktivitätsrhythmik von *Leucophaea* und der Schlüpfrhythmik von *Drosophila* könnte eine ökologische Anpassung sein. Die *Drosophila*-Puppe liegt in bis zu 20 cm Tiefe in der Erde (BAUER unveröffentlicht). Es reichen geringste Lichtintensitäten, um den Schlüpfzeitpunkt mit dem natürlichen Tag zu synchronisieren. *Leucophaea* lebt in tropischen Gebieten in Zukkerrohrfeldern und Palmen- und Bananenhainen (CORNWELL 1968). Hier könnte die Unempfindlichkeit auf Störlicht (mondhelle Nächte) für die Aktivitätsrhythmik von Vorteil sein.

Die schwachen Lichtphasenresponsekurven der LARh. bei *Leucophaea* sind denen von anderen nachtaktiven Organismen (im Sinne von PAVLIDIS 1968*) trotz differierender Pulslänge und daraus ableitbaren Unterschieden grundsätzlich ähnlich (u.a. DE COURSEY 1960, 1961 und 1964: Laufaktivität bei *Glaucomis* und *Mesocricetus*; PITTENDRIGH und MINIS 1964: *Drosophila* Schlüpfrhythmik; DAAN und PITTENDRIGH 1976: Laufaktivitätsrhythmik bei mehreren nachtaktiven Nagern; an höheren Pflanzen: MOSER 1962: *Phaseolus;* ZIMMER 1962 und ENGELMANN et al. 1973: *Kalanchoe*). Während des subjektiven Tages finden sich keine oder nur geringe Phasenverschiebungen. Während der frühen Nacht treten delays auf und in der späten Nacht advances. Viele Phasenresponsekurven sind asymmetrisch. Bei *Mesocricetus* sind die advances größer als die delays (DE COURSEY 1964, DAAN und PITTENDRIGH 1976). Andere nachtaktive Nager (DE COURSEY 1960, 1961; DAAN und PITTENDRIGH 1976) zeigen wie *Leucophaea* (WIEDENMANN 1977b) große delays und kleine advances. Interessanterweise besitzen die Tiere der zweiten Gruppe eine durchschnittlich kürzere Freilaufperiode als 24 Std.

Eine Korrelation zwischen der Streuung der Phasenverschiebungen und der individuellen Freilaufperiodenlänge (DAAN und PITTENDRIGH 1976) kann für *Leucophaea* nicht nachgewiesen werden. Das gilt für

---

** Danach sind Organismen nachtaktiv ("nocturnal"), wenn ihre Rhythmik im LL ausdämpft, auch wenn sie eigentlich tagaktiv ("diurnal") sind. (Demnach sind auch Pflanzen mit einbegriffen).*

Phasenverschiebungen, die in Std. (r = -0,36) als auch in Winkelgrad (r = -0,40) ausgedrückt werden (getestet wurden exemplarisch 16 Pulsversuche von 150 Winkelgrad Dauer und 80.000 lx in einem Phasenbereich von 30 Winkelgrad - entspr. 2 Std. bei DAAN und PITTENDRIGH 1976).

Bei *Leucophaea* verringert sich mit Verlängerung der Lichtpulse die Asymmetrie der Phasenresponsekurven. Die delays verdoppeln sich bei Verdoppelung der Pulslänge (90 auf 180 Winkelgrad) während sich die advances verdreifachen (Abb. C III 7). Ob bei 180 Winkelgrad Pulsdauer ein Sättigungswert erreicht ist, kann nicht gesagt werden, da keine längere Pulse gegeben wurden. ENGELMANN (1969) findet bei der Schlüpfrhythmik von *Drosophila* bei ct 16 (frühe Nacht) und ct 20 (späte Nacht) nach starken Pulsen gleiche Sättigungswerte für advance und delay. Für schwächere Pulse - vor Erreichung der Sättigung - sind die advances jedoch kleiner als die delays: ein mit *Leucophaea* vergleichbares Bild. Nach CHANDRASHEKARAN et al. (1973) und CHANDRASHEKARAN und ENGELMANN (1973) reagiert die *Drosophila*-Schlüpfrhythmik während der frühen und späten Nacht auf Lichtpulse unterschiedlich. Auch bei *Phaseolus* sind advances und delays unterschiedlich von der Lichtintensität der Lichtpulse abhängig (BONNING und MOSER 1966). Diese Unterschiede werden von den Autoren auf tiefsitzende Unterschiede in den Kinetiken und Eigenschaften des zugrundeliegenden Oszillators zurückgeführt ("unterschiedliche Primärvorgänge", BONNING und MOSER 1966). Nach PITTENDRIGH (1974) könnte man sich die Phasenresponsekurve zusammengesetzt denken als Reaktion von zwei Oszillatoren. Der eine reagiert auf Lichtpulse nur mit delays, der andere nur mit advances. Die resultierende PRC besäße demnach delays und advances. Eine unterschiedliche Dynamik von beiden wäre erklärbar, wenn jeder Oszillator unterschiedlich auf Lichtpulse reagiert.

Daß die Phasenresponsekurven auf Lichtpulse bei *Leucophaea* delays und advances zeigen, deutet auf eine Lichtwirkung im Sinne der Phasensteuerung hin. Entrainment durch Licht-Dunkel-Wechsel ist möglich. Die im Vergleich dazu unterschiedliche Form der Phasenresponsekurven für tiefe Temperaturpulse und die Art der Synchronisierbarkeit mit Temperaturwechseln ist nur durch eine unterschiedliche Wirkung dieser Störqualitäten am zugrundeliegenden Oszillator erklärbar. Ein weiterer Hinweis sind die verschiedenen Bezugspunkte

für Temperaturpulse mit tiefer Temperatur und Lichtpulse. Dies entspricht nicht den Ergebnissen an anderen Objekten und den dazugehörigen Modellvorstellungen. Bei *Kalanchoe* wirken Pulse mit hoher Temperatur und Lichtpulse in gleicher Weise. Sie besitzen nach dem Modell von JOHNSSON und KARLSSON den gleichen Eingang zum schwingenden System (ENGELMANN et al. 1974). Für die Rhythmik am *Aplysia*-Auge finden sich jedoch entsprechende Befunde wie bei *Leucophaea*. Das auf diesen Ergebnissen beruhende Modell besitzt getrennte Eingänge für Licht und Temperatur (BENSON und JACKLET 1977). Bei der Grille *Teleogryllus* könnte eine unterschiedliche Zeitgeberwirkung von Licht- und Temperaturwechseln sogar auf einen unterschiedlichen Wirkungs*ort* zurückgeführt werden. Dort ist nach Bilobektomie die Stridulation in allen Lichtbedingungen arrhythmisch (LOHER 1972). Sie kann jedoch durch Temperaturwechsel wiederum synchronisiert werden, wobei eine direkte Wirkung (Maskierung) ausgeschlossen wurde. Das kann durch zwei gegenseitig gekoppelte Oszillatoren erklärt werden, von denen der eine lichtempfindlich ist und sich im Lobus opticus befindet, während ein zweiter temperaturempfindlicher im zentralen Gehirn liegt (RENCE und LOHER 1975).

Die Obereinstimmungen der Phasenresponsekurven für Lichtpulse bei verschiedenen nachtaktiven Organismen können damit erklärt werden, daß ein Lichtpuls während der frühen Nacht wie eine Verlängerung des Tages wirkt. Der Referenzpunkt der Rhythmik (z.B. Aktivitätsbeginn) wird auf später verschoben (delay). Ein Lichtpuls während der späten Nacht wirkt wie eine Vorverlegung des Morgens, was eine Vorverschiebung der Rhythmik zur Folge hat (advance). Neben dieser biologisch-ökologischen Erklärung ist es jedoch auch denkbar, daß von den Organismen physiologisch ausgenutzt wird, was bei technischen Oszillatoren gefunden wird und schwingungstheoretisch beschreibbar ist. PAVLIDIS (1968) geht in seinem mathematischen Modell von Gleichungen für einen Grenzzyklus aus. Diese allgemeine Beschreibung eines Oszillators wird dadurch eingeschränkt, daß er im Dauerlicht ausdämpft. In diesem System erzeugen Lichtpulse Phasenresponsekurven, die den oben geannten sehr ähnlich sind. Auch auf der Basis der VAN DER POL'SCHEN Differentialgleichungen sind Phasenresponsekurven berechenbar (MAYER und GUICKING 1974), die eine vergleichbare Form besitzen.

Es ist denkbar, daß diese "Grundform" einer PRC - als allgemeine Reaktion eines selbsterregt schwingenden Systems auf Störpulse - für jede circadiane Schwingung existiert. Die im einzelnen unterschiedliche Form (Größenverhältnis von delay zu advance, Nulldurchgänge), wie sie bei verschiedenen Organismen unterschiedlich auftritt (u.a. DAAN und PITTENDRIGH 1976), können entstehen durch:

1. unterschiedliche physiologische Vorgänge im Oszillator,
2. Ankopplung der Folgeprozesse an verschiedene Phasen des Oszillators,
3. unterschiedliche Dauer der dem Oszillator vorgelagerten und nachgeordneten Prozesse.

Die unter 3. erwähnten Vorgänge können temperaturabhängig sein (HAMM et al. 1974, ENGELMANN und HEILEMANN 1977). Die internen Phasenwinkel $i\psi_{RO}$ und $i\psi_{OZ}$ (Abb. D 6), die besonders durch die Punkte 2 und 3 bestimmt werden, beeinflussen die Lage der Nulldurchgänge (bei den früher erwähnten Kurven zwischen 220 und 320 Winkelgrad entsprechend ct 15 und ct 21). Bei der Erstellung von Phasenresponsekurven wird der Umweltreiz (z.B. Lichtpuls) mit der beobachtbaren Rhythmik korreliert. Damit werden die beiden Referenzpunkte (Abb. D 6) zusammengelegt. Bei unterschiedlichen internen Phasenwinkeln ergeben sich für die Phasenresponsekurven zwangsläufig Verschiebungen auf der Abszisse. Die Vergrößerung des internen Phasenwinkels zwischen Rezeptor und Oszillator ($i\psi_{RO}$) bzw. zwischen Oszillator und beobachtbarer Rhythmik ($i\psi_{OZ}$) bewirkt eine Verschiebung der PRC nach links (HAMM et al. 1974). Entsprechendes zeigen die Phasenresponsekurven von zwei tagaktiven Tieren (*Ammorspermophilus* KRAMM 1977 und *Drosophila*, ENGELMANN und MACK in Vorb.) mit maximalen delays während der Tagzeit und advances in der frühen Nacht. Dabei scheint es sich nicht um besondere Eigenschaften von tagaktiven Tieren zu handeln, denn bei Haussperlingen liegt der Phasensprung bei etwa 240 Winkelgrad (etwa 2 Std. vor Mitternacht, ESKIN 1971). Physiologische Vorgänge von unterschiedlicher Dauer vor und nach dem Oszillator können diese Differenzen erklären.

Nach WEVER (1962) gibt es für selbsterregt schwingende Systeme idealisierte Grenzfälle:

1. die Schwingungsenergie pendelt systemimmanent zwischen zwei Energiereservoiren hin und her (entdämpfte Eigen- oder Pendelschwingung).

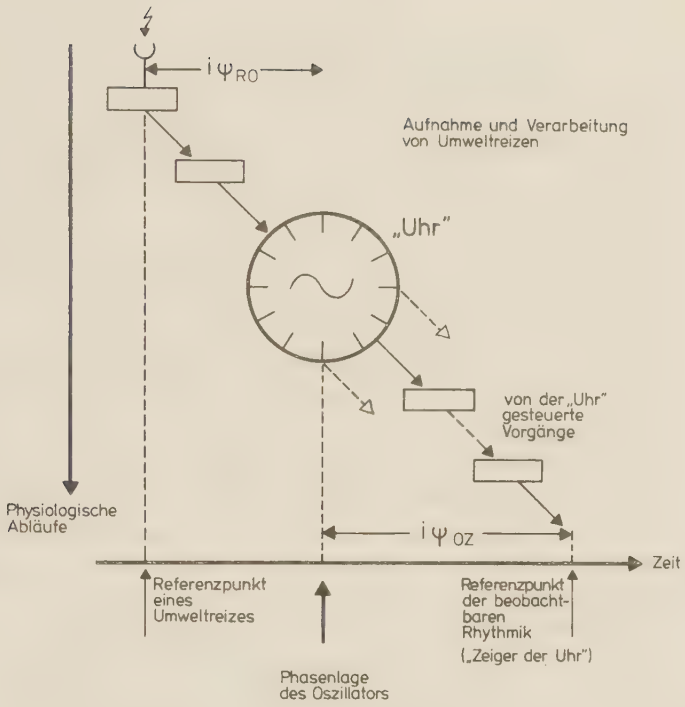


Abb. D 6
Schema der zeitlichen Abläufe, die die Phasenlage einer PRC beeinflussen. Bei der Erstellung einer PRC werden der "Referenzpunkt eines Umweltreizes" (z.B. Mitte eines Lichtpulses) und der "Referenzpunkt der beobachtbaren Rhythmik" (Phase des "overt rhythm") zeitlich gleichgesetzt. Unterschiedliche interne Phasenwinkel ($i\psi_{RO}$, $i\psi_{OZ}$) und zeitlich verschiedene Ankopplung an den Oszillator (----▷) erzeugen eine Verschiebung der PRC entlang der Abszisse.

2. Es ist nur ein Reservoir vorhanden, dessen Energie pro Schwingung mit der Außenwelt ausgetauscht wird (Relaxations- oder Kippschwingung).

Beide Grenzfälle sind unerreichbare Idealisierungen, dazwischenliegende stetige Übergänge sind jedoch realisierbar. Welchem der beiden Grenzfälle die Laufaktivitätsrhythmik von *Leucophaea* näher kommt, kann anhand ihrer Eigenschaften dargestellt werden. Die Pe-

riodenlänge ist relativ unempfindlich gegen Störungen (nach 77% der Lichtpulse tritt keine bzw. maximal 0,1 Std., bei weiteren 15% 0,2 Std. Verkürzung bzw. Verlängerung auf, Abb. C III 8). Das entspricht Eigenschaften einer Pendelschwingung. Die langsame Resynchronisation (siehe Kapitel C II) deutet ebenfalls in diese Richtung, sie kann jedoch auch ein Effekt der geringen Zeitgeberwirkung des RD-Wechsels sein (WOBUS 1966) oder durch träge Sekundärprozesse erklärt werden (vergl. Zwei-Oszillator-Modell von PITTENDRIGH et al. 1958). Dagegen sind das Fehlen von Obergangszyklen nach Störpulsen, das Auftreten eines Fang- und Haltebereiches und die proportionale Verarbeitung der Länge von Störpulsen Eigenschaften, die Kippschwingungen beschreiben. *Leucophaea* zeigt im LD 2 : 2 24stündiges "Entrainment" (ROBERTS 1962). Diese Synchronisierbarkeit auf ein Vielfaches der Zeitgeberfrequenz ist ebenfalls charakteristisch für Kippschwingungen.

Die Laufaktivitätsrhythmik von *Leucophaea* zeigt also hauptsächlich Eigenschaften, die eher in Relaxationsschwingungen realisiert sind als in Pendelschwingungen. Darin unterscheidet sie sich von anderen Tagesrhythmen, die *"nahezu in der Mitte zwischen beiden Typen und eher näher der Pendelschwingung"* stehen (WEVER 1962). BONNING (1959) interpretiert jedoch schon die Pulsversuche mit tiefer Temperatur an Schaben durch Kippschwingungen, bei denen Spannungs- und Entspannungsphasen abwechseln. Auch das Modell für die *Aplysia*- Rhythmik von BENSON und JACKLET (1977) beruht auf Relaxationsschwingungen. Wie bei *Leucophaea* finden sich bei *Aplysia* nach Pulsen mit tiefer Temperatur nur delays und nach Lichtpulsen advances und delays. Die Einteilung in verschiedene Schwingungstypen geht implizit von der Hypothese aus, daß die beobachtete Rhythmik von *einem einheitlichen* zugrundeliegenden Oszillator des entsprechenden Typs getrieben wird.

Es besteht jedoch auch die Möglichkeit, daß die Schwingung durch die Verkopplung hochkomplexer Systeme entsteht ("Netzwerk"-Hypothese), wobei die Untereinheiten völlig anders reagieren (WINFREE 1975). Dann können Aussagen nur über das Gesamtsystem gemacht werden. Ist die Lage des "Netzwerks" örtlich begrenzt (z.B. in einem Organ) kann dieser Oszillator in gleicher Weise wie ein einheitliches System gehandhabt werden. Auch in diesem Fall hilft dann die Betrachtung der Oszillatoreigenschaften, die Mechanismen der endogenen Rhythmik weiter aufzuklären: entsprechende Reaktionen müssen

in physiologischen Einheiten, die für die Steuerung der Rhythmik verantwortlich sind, wiederzufinden sein.

Starke PRC's wurden für Aktivitätsrhythmen von höheren Organismen bisher nur selten beschrieben (ESKIN 1971, WIEDENMANN 1977b, SAUNDERS u. THOMSON 1977). Ihre Existenz ist Voraussetzung für die *Suche nach dem Singularitätspunkt*. Jeder Oszillator besitzt - mathematisch betrachtet - einen phasenlosen Punkt (PAVLIDIS pers. Mitt.). Da nach LP's bei der LARh. von *Leucophaea* beide PRC-Typen auftreten, wirft diese Störqualtiät das schwingende System in den Bereich des Singularitätspunktes (Abb. D 7). Daß er trotzdem nicht gefunden wurde, könnte auf drei Gründe zurückgeführt werden:

1. Die Bedingungen, um Arrhythmie zu erreichen, müssen extrem präzise sein und wurden nicht eng genug eingegrenzt.
2. Durch die asymmetrische Auftragung der PRC's wurde nicht an der richtigen Stelle gesucht.
3. Der arrhythmische Zustand ist in *Leucophaea* sehr instabil.

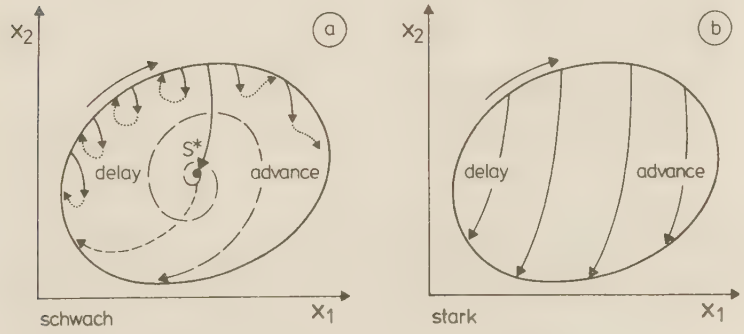


Abb. D 7
Nichtlineare Schwingungssysteme können durch einen sog. stabilen Grenzzyklus in Abhängigkeit von zwei hypothetischen Zustandsvariablen (x_1; x_2) beschrieben werden. Durch eine Störung kann das System von der geschlossenen Phasenkurve abweichen, es kehrt jedoch immer wieder zurück. Nur eine Störung von definierter Stärke (S*), zu einer bestimmten Phase gegeben, bringt das System in den Singularitätspunkt.
a) Die kurzen Pfeile zeigen das Verhalten nach schwachen Pulsen zu verschiedenen Phasen an.
b) Starke Pulse werfen das System auf die gegenüberliegende Seite des Grenzzyklus, wodurch große Phasenverschiebungen entstehen (nach JOHNSSON 1977).

Zu 1.: Die Pulse, die die schwächste starke und die stärkste schwache PRC erzeugen, unterscheiden sich in ihrer Länge um 5 Winkelgrad (etwa 20 Min.). Bezogen auf die Pulslänge entspricht das einem Abstand von 3%, in dem der Singularitätspunkt auffindbar sein muß. Da bei *Leucophaea* auch Pulse von 158 Winkelgrad Dauer keine Andeutung von Arrhythmie induzieren, wäre dieser Bereich sogar noch zu verkleinern. Bei *Kalanchoe* kann die Standardpulslänge, die benutzt wird, um die Blütenblattbewegung arrhythmisch zu machen, um 25% verlängert oder verkürzt werden, ohne daß der Effekt stark verändert würde (ENGELMANN u. JOHNSSON 1978, Abb. D 8). Im Vergleich

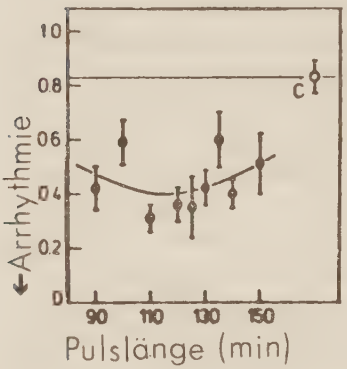


Abb. D 8
Grad des Ausdämpfens der tagesrhythmischen Blütenblattbewegung von *Kalanchoe* in Abhängigkeit von der Pulslänge (Phase und Energie konstant) (nach ENGELMANN u. JOHNSSON 1978).

dazu sind die Bedingungen bei *Leucophaea* überaus eng eingegrenzt. Das Nichtauffinden des Singularitätspunktes dürfte also kaum auf ein zu weitmaschiges Raster der Pulsstärken zurückzuführen sein.

Zu 2.: Neben der Argumentation *für* eine asymmetrische Auftragung der PRC's sprechen meine Ergebnisse in Verbindung mit Literaturdaten gegen diese Interpretation. Nach HAMM et al. (1975) wird die Schlüpfrhythmik von *Drosophila pseudoobscura* schon durch Pulse in einem Bereich von etwa 30 Winkelgrad um die Standardbedingung (T^* = ct 18,4 entspricht φ = 276 Winkelgrad) herum abgeschwächt (Abb. D 9). Selbst wenn der Phasensprung der starken PRC bei *Leucophaea* so verschoben würde, daß eine symmetri-

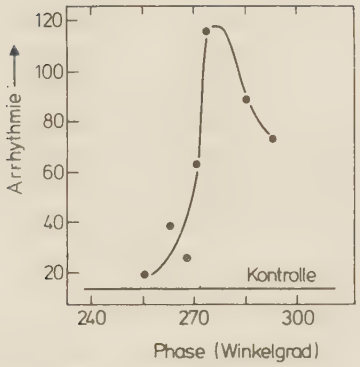


Abb. D 9
Die Abschwächung der Schlüpfrhythmik von *Drosophila* in Abhängigkeit von der Phase des Lichtpulses (nach HAMM et al. 1975).

sche Auftragung (entsprechend der von *Drosophila*) erreicht ist, zeigen meine Experimente in dem in Frage kommenden Phasenbereich keine entsprechende Abschwächung der LARh.

Zu 3.: Die VAN DER POL'SCHE Gleichung beschreibt Schwingungen mit instabilem Ursprung. Jedoch kann durch geringe Veränderung eines Terms ein System mit stabilem Singularitätspunkt erreicht werden (ENGELMANN u. JOHNSSON 1978, Abb. D 10). Einem System des zweiten Typs entspricht die circadiane Rhythmik der Blütenblattbewegung bei *Kalanchoe*. Dort spielen tagesperiodische Veränderungen in Geweben mit gleichartigen Zellen eine Rolle. Da keine Reizleitung vorhanden ist (SCHREMPF 1975), muß jede Zelle ihr eigenes schwingendes System besitzen (ENGELMANN, SCHREMPF pers. Mitt.). Ähnlich wie bei der *Drosophila*-Schlüpfrhythmik, die ebenfalls in einen stabilen phasenlosen Zustand gebracht werden kann (WINFREE 1970), dürfte es sich bei *Kalanchoe* also um die Rhythmik einer Population von Einzelschwingern handeln.

Nur an solchen Tagesrhythmen wurde bisher ein stabiler Singularitätspunkt nachgewiesen. Es ist denkbar, daß die Stabilität eine Eigenheit von solchen Systemen ist. Bei *Drosophila* handelt es sich dabei nachweislich *nicht* um eine Desynchronisierung der Einzeltiere zueinander. Vielmehr ist jeder Einzeloszillator arrhythmisch (WINFREE 1970b, 1973).

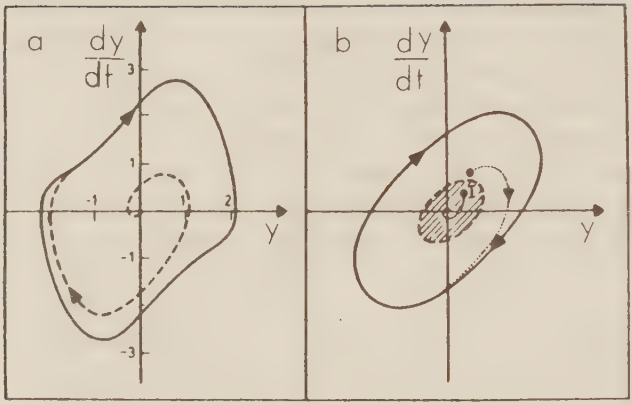


Abb. D 10
Instabiler und stabiler arrhythmischer Zustand eines schwingenden Systems mit den Zustandvariablen dy/dt und y.
a. Darstellung einer VAN DER POL-Schwingung in einer Phasenebene. Bringt eine Störung das System in seinen instabilen Ursprung, wird es zum Grenzzyklus (durchgezogene Linie) zurückkehren und die Schwingung beginnt von Neuem.
b. Schematische Darstellung eines Systems mit stabilem Ursprung. Wird das System durch eine Störung in Punkt I gebracht, bewegt es sich zum Ursprung hin und ruht dort. Es wird erst zum Grenzzyklus zurückkehren, wenn es durch eine weitere Störung aus dem stabilen Bereich (schraffiert) herausgebracht wird (nach ENGELMANN u. JOHNSSON 1978).

"Theoretically the singularity is expected to be unstable and the possibility of very fast return to the limit cycle is very real. The surprising result of WINFREE's experiments was not that the singularity was reached but that the system stayed so long near it" (PAVLIDIS pers. Mitt.).

Die Ergebnisse meiner Experimente entsprechen dieser Aussage. Die PRC für Pulse von 155 Winkelgrad Dauer (Abb. C III 5b) zeigt im Bereich des Nulldurchganges eine extrem starke Streuung zwischen +60 und -190 Winkelgrad. Das heißt, über die Phase, in die die Rhythmik durch den Puls gebracht wird, kann keine Aussage gemacht werden. Dieser Befund kann folgendermaßen interpretiert werden: nachdem das schwingende System zwischenzeitlich in dem phasenlosen Zustand war, erreicht es den Grenzzyklus an nicht vorhersagbaren

Punkten (Abb. D 7a gestrichelte Pfeile). Bis zum ersten Aktivitätsbeginn nach dem Puls ist dieser Vorgang abgelaufen, so daß zu diesem Zeitpunkt keine Andeutung von Arrhythmie mehr zu erkennen ist. Prüfbar wäre diese Hypothese durch Versuche, bei denen im Zeitraum zwischen Pulsende und dem ersten von der Uhr gesteuerten Aktivitätsbeginn zu verschiedenen Zeiten weitere Pulse gegeben werden, die für ein normal schwingendes System relativ schwach sind. Ein System, das in oder nahe dem singulären Zustand ist, müßte auch auf einen schwachen Puls stark d.h. mit reset reagieren (WINFREE 1973).

Kutikularhythmik

In meinen Untersuchungen konnte kein Unterschied zwischen einer freilaufenden und einer synchronisierten KRh. nachgewiesen werden.

Das kann erstens daran liegen, daß beide Periodenlängen dicht beieinanderliegen, und sich bei dem geringen Auflösungsvermögen der benutzten Meßmethode für die KRh. nach 14 Tagen noch kein Unterschied ermitteln läßt. Bei dem Käfer *Oncopeltus* ist ebenfalls kein Unterschied im LD und unter Konstantbedingungen gefunden worden (DINGLE et al. 1969).

Zweitens könnte die Freilaufperiode im RR bei 28°C gerade 24 Std. lang sein. Untersuchungen von NEVILLE (1965) zeigen, daß dies möglich ist. Die freilaufende KRh. von der Heuschrecke *Schistocerca gregaria* ist bei 26°C nicht von der synchronisierten zu unterscheiden, bei 36°C ist sie kürzer.

Eine dritte Möglichkeit wäre die Nichtbeeinflußbarkeit der KRh. durch Licht. Dann liefe die KRh. auch im LD frei und wäre nicht von der im RR zu unterscheiden.

Ob Licht als Zeitgeber wirkt, kann u.a. durch Verschieben des LD geprüft werden. Die Ergebnisse der LD-Inversion kurz nach der Häutung sind als ein momentanes Neusetzen der KRh. interpretierbar. Um die Ablagerung der Schichten vor und nach dem Übergang DL/LD untersuchen zu können, wurde der inverse LD erst einige Tage nach der Häutung gegeben. Ein sofortiges Neusetzen der Rhythmik sollte dann direkt im mikroskopischen Bild und indirekt an einer Verschiebung der Regressionsgeraden nach der Inversion erkennbar sein. Eine Phasenverschiebung mit Übergangszyklen sollte die Steigung der Regressionsgeraden nach der LD-Verschiebung verändern. Beides konnte nicht nachgewiesen werden. Auch auf Lichtpulse zeigt die KRh. keine Reak-

tion. Da die LP's in Bezug auf die LARh. zur Phase der minimalen und maximalen Wirkung gegeben wurden, ist es unwahrscheinlich, daß die KRh. zufällig in einer nicht reagierenden Phase getroffen wurde.

Die helle und die dunkle Schicht konnte nicht einer Phase zugeordnet werden (die Auswertung wurde unabhängig voneinander mehrfach, aber mit sich entsprechenden Ergebnissen durchgeführt). Darin unterscheidet sich *Leucophaea* von den Heuschrecken, bei denen die hellen Schichten der Nacht (NEVILLE 1963c) bzw. dem Tag (KRISTENSEN 1966; NEVILLE 1967c) entspricht.

Zusammengenommen deuten die Ergebnisse bei *Leucophaea* auf eine extreme Stabilität der KRh. gegenüber Lichtveränderungen hin. Die unterschiedliche Phasenbeziehung zum LD läßt sich aus dem jeweiligen Zeitpunkt der Häutung und damit dem Start der Rhythmik und der Unabhängigkeit vom Licht ableiten. In wieweit andere Faktoren (z.B. Temperatur) als Zeitgeber wirken, müssen weitere Versuche zeigen.

Nach NEVILLE (1965) haben "rearing experiments" zwar das Vorhandensein einer circadianen Zonierung bei Larven und Imagines von *Periplaneta americana* bestätigt. Da er jedoch keine Angaben über die Durchführung der Versuche macht, ist eine Auseinandersetzung mit seinen Ergebnissen nicht möglich.

Für Heuschrecken, deren Kutikulaablagerungen bisher besonders intensiv untersucht wurden (Zusammenf. NEVILLE 1967a; 1975), wird tagesperiodische Schichtenbildung beschrieben (NEVILLE 1963a). Sie läuft im DD bei konstanter Temperatur von 36°C mindestens 2 Wochen weiter. Über die Periodenlänge differieren seine Angaben. Während in NEVILLE (1965) von *"annähernd 23 Std."* berichtet wird - *"größere Genauigkeit kann nicht angegeben werden"* - gibt er in einer späteren Arbeit (NEVILLE 1967b) 23 Std. an. Der Q_{10} beträgt zwischen 26°C und 36°C 1,04 (NEVILLE 1965; 1967b). Das sind Eigenschaften einer circadianen Rhythmik, worin sich Schaben und Heuschrecken ähneln (NEVILLE 1967b). Da Heuschrecken jedoch im LD 6 : 6 bzw. 24 : 24 eine KRh. mit doppelter bzw. halber Schichtenzahl zeigen (NEVILLE 1963b; 1967b), scheint mir die circadiane Komponente nur sehr schwach an dem Vorgang beteiligt zu sein. Ein selbsterregtes System würde unter Zeitgebern dieser Frequenzen entweder freilaufen oder auf 24 Std. synchronisiert sein.

Das ist bei der KRh. der Honigbiene der Fall (MENZEL et al. 1969). Das endogene System läßt sich dort durch LD 24 : 24 und 72 : 24 in

seiner Frequenz nicht beeinflussen. Im normalen LD dagegen wird die Schichtenbildung gestoppt. Die Autoren sprechen zwar von einer 24-Stundenperiodik, jedoch deuten die mit steigendem Alter größer werdenden Standardabweichungen auf individuelle und von 24 Std. abweichende Periodenlängen hin (Abb. D 11). Diese Rhythmik braucht nicht durch eine Belichtung angestoßen werden. Sie beginnt auch bei Tieren, die vom Eistadium an in DD gehalten wurden. Entsprechendes ist auch für *Leucophaea* zu fordern, wenn die obige Hypothese stimmt.

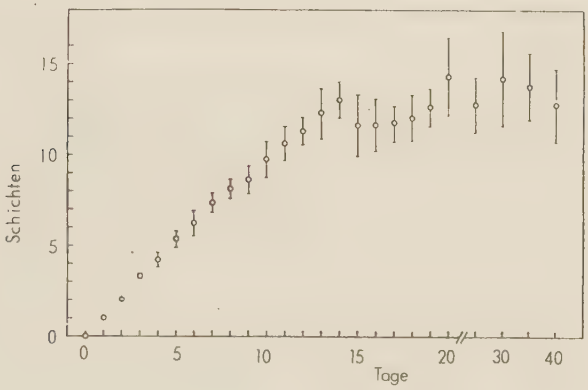


Abb. D 11
Die Bildung der Endokutikulaschichten im Metatarsus der Honigbiene unter natürlichen Bedingungen im Stock (nach MENZEL et al. 1969).

Bei dem Käfer *Oncopeltus* hingegen muß die Rhythmik der Endokuticula durch LD angestoßen werden. Spätere Dauerbedingungen wirken sich nicht auf die Schichtenbildung aus. Letzteres gilt auch für *Leucophaea*.

Für die KRh. von anderen Käfern werden Unterschiede zu circadianen Steuerungen berichtet. Bei *Tenebrio* ist es eine 18,5-Stunden-Periodik, die nicht durch Tag-Nacht-Zyklen synchronisierbar ist (CAVENEY 1970). In anderen Fällen gibt es nicht-circadiane Uhren, die einen Q_{10} von 1,8 besitzen (ZELAZNY und NEVILLE 1972). Dabei ist die KRh. von dekapitierten Tieren von der von intakten Tieren nicht zu unterscheiden. Das deutet in die gleiche Richtung wie die Versuche mit bilobektomierten Schaben.

Da die Lichtpulse in Bezug auf die Laufaktivität zur Phase der minimalen und maximalen Wirkung gegeben wurden, und die KRh. zu beiden Phasen *nicht* reagierte, ist die Möglichkeit einer zur LARh. verschobenen PRC für die KRh. auszuschließen. ENGELMANN und MACK (in Vorb.) finden bei *Drosophila pseudoobscura* für verschiedene Rhythmen unterschiedliche Empfindlichkeiten und zueinander verschobene PRC's, was auf verschiedene Oszillatoren hindeutet.

Bei *Leucophaea* zeigt die LARh. schwache und starke PRC's, sie ist durch Licht-Dunkel-Wechsel synchronisierbar. Die KRh. reagiert nicht auf Lichtpulse, eine Synchronisierbarkeit läßt sich nicht nachweisen. Das kann am einfachsten mit getrennten Steuersystemen erklärt werden.

Daß die KRh. bei *Leucophaea* keine sofortige Phasenverschiebung zeigt, könnte auf transients und einen zusätzlichen trägen Oszillator zurückgeführt werden. Die zentrale Uhr könnte dann trotzdem dieselbe sein. Die Laufaktivität würde direkt, die KRh. über Zwischenglieder gesteuert. Gegen diese "transient-Hypothese" spricht, daß LD-Zyklen nicht wirken. Um sie zu prüfen, müßten jüngere Tiere mit einem Lichtpuls behandelt werden, auch wenn die LARh. noch nicht deutlich erkennbar ist. Ein bis zwei Tage nach der Häutung wird das Tier von LD in Konstantbedingungen gebracht. Die freilaufende Rhythmik wird im ersten Zyklus zu verschiedenen Phasen gestört. Da die KRh. dann noch etwa 14 Tage weiterläuft, müßten auftretende transients erkannt werden können.

Auf unterschiedliche Steuersysteme deuten auch die Ergebnisse der Versuche mit bilobektomierten Tieren hin. Nach dieser Operation wird bei Schaben die Laufaktivität (NISHIITSUTSUJI-UWO und PITTENDRIGH 1968b, ROBERTS 1974, SOKOLOVE 1975), bei Grillen die Stridulation, Laufaktivität und Spermatophorenbildung (LOHER 1972, 1974, SOKOLOVE und LOHER 1975) arrhythmisch. Das wird so interpretiert, daß im Lobus opticus der treibende Oszillator für die beobachteten Rhythmen liegt. Da die KRh. in Dauerbedingungen auch bei operierten Tieren zu beobachten ist, wird sie nicht vom optischen Lappen gesteuert.

Abschließend leite ich aus meinen Ergebnissen folgende Hypothesen ab:

Schaben der untersuchten Arten besitzen mindestens zwei Systeme, die das zeitliche Muster von verschiedenen physiologischen Funktionen steuern.

Der Oszillator der Laufaktivität ist ein circadianes selbsterregt schwingendes System mit Eigenschaften, die eher einer Kipp- als einer Pendelschwingung ähneln. Er kann durch externe Zeitgeber beeinflußt werden.
Die Kutikularhythmik beginnt mit der Häutung und ist ein endogen gesteuerter Ablauf. Sie ist weder durch Licht-Dunkel-Wechsel noch durch Lichtpulse zu beinflussen. Ob es sich um eine circadiane Rhythmik handelt, müssen weitere Versuche endgültig klären.

E ZUSAMMENFASSUNG

Die vorliegende Arbeit befaßt sich mit der Fragestellung, ob verschiedene tagesrhythmische Phänomene an einem Organismus von demselben oder von verschiedenen Oszillatoren gesteuert wird. An den Schaben *Leucophaea maderae* (FABRICIUS) und *Blaberus fuscus* (BURMEISTER) wurden Eigenschaften der Laufaktivitäts- und Kutikularhythmik untersucht.

1. Die Laufaktivitätsrhythmik von Larven der Art *Leucophaea maderae* ist nicht eindeutig tagesperiodisch, meist arrhythmisch. Z.T. treten semicircadiane Muster auf. Bei adulten Weibchen wurde eine Oberlagerung der Tagesperiodik mit der Ovulationsrhythmik gefunden. Nur adulte Männchen zeigen ein durchgehend rhythmisches Laufaktivitätsmuster, das meist unimodal circadian ist. Es wurde eingehender untersucht. Seine Eigenschaften können wie folgt beschrieben werden.
2. Die Periodenlängen betragen im Mittel 22,8 Std. (20°C) und 23,4 Std. (28°C). Der Q_{10} ist 0,97. Die Mittelwerte der Periodenlängen zeigen im Dauerdunkel und im Dauerrotlicht keinen signifikanten Unterschied.
3. Interaktionen zwischen Tieren, die in demselben Raum registriert wurden, konnten im Aktivitätsmuster nicht festgestellt werden. Auch Pheromone wirken sich nicht aus: im gleichen Raum registrierte Weibchen beeinflussen die Laufaktivität von Männchen nicht.
4. Die Laufaktivität wird neben der "inneren Uhr" auch durch andere endogene und exogene Faktoren gesteuert. Sie wird durch die Registriermethode beeinflußt. Der zugrundeliegende Oszil-

lator kann durch Hunger, Durst und Veränderungen der Lichtbedingungen maskiert werden.

5. An der circadianen Laufaktivitätsrhythmik von Männchen der Art *Leucophaea maderae* werden in Verbindung mit dem schwachen Zeitgeber Rotlich-Dunkelwechsel Eigenschaften von gekoppelten Oszillatoren mit einer selbsterregten Schwingung und einer Erregerschwingung beschrieben (Freilauf, relative Koordination, Entrainment, Halte- und Fangbereich).
6. Temperaturpulse rufen nur delays hervor, deren Betrag phasenabhängig ist.
7. Lichtpulse von 80.000 lx, die kürzer als 10 Std. 20 Min. (155 Winkelgrad) sind, induzieren Phasenverschiebungen, die einer schwachen Phasenresponsekurve angehören. Bei Lichtpulsen (80.000 lx) von 10 Std. 40 Min. (160 Winkelgrad) oder länger entspricht die phasenabhängige Reaktion einer starken Phasenresponsekurve. Dabei wirkt sich die Pulslänge stärker als die Lichtintensität aus.
8. Ein stabiler Singularitätspunkt, in dem die Laufaktivitätsrhythmik nach einer charakteristischen Behandlung ausgeschaltet ist, wurde nicht gefunden.
9. Larven und ausgewachsene Tiere von *Leucophaea maderae* besitzen eine tagesperiodische Schichtenbildung in der Endokutikula. Sie läuft in Konstantbedingungen weiter. Eine Beeinflussung durch Licht-Dunkel-Wechsel bzw. Lichtpulse konnte nicht nachgewiesen werden.
10. Bilobektomie hat bei *Blaberus fuscus* keinen Einfluß auf die Kutikularhythmik.
11. Es wird auf mindestens zwei getrennte Steuersysteme für die Laufaktivitäts- und Kutikularhythmik geschlossen. Während ersterem ein selbsterregt circadian schwingendes System mit vorwiegend Eigenschaften von Kippschwingungen zugrundeliegt, konnte es für das zweite nicht nachgewiesen werden.

F LITERATUR

ASCHOFF, J. (1954), Naturwissensch. 41, 49 - 56
Zeitgeber der tierischen Tagesperiodik

- - (1959), Pflügers Arch. Ges. Physiol. 270, 9,
Periodik licht- und dunkelaktiver Tiere unter konstanten Umgebungsbedingungen.

- - (1960), in: Biological clocks (ed. A. Chovnik)
Cold Spring Harbor Symposia on quantitativ Biology XXV, 11 - 28, Exogenous and endogenous components in circadian rhythms.

- - (1965), in: circadian clocks (ed. J. Aschoff)
North Holland Publishing Co, Amsterdam, 95 - 111
Response-curves in circadian periodicity.

ASCHOFF, J; K. HOFFMANN; H. POHL; R. WEVER (1975), Chronobiologia 2, 1, 23 - 78, Re-entrainment of circadian rhythms after phase-shifts of the Zeitgeber.

BARTH, R. H. (1961), Science 133, 1598 - 1599, Hormonal control of sex attractant in the cuban cockroach.

- - (1962), Gen. comp. Endocrinol. 2, 53 - 69,
The endocrine control of mating in the cockroach *Byrsotria fumigata*.

BENSON, J. A.; J. W. JACKLET (1977), J. exp. Biol. 70, 195 - 211,
Circadian rhythm of output from neurones in the eye of *Aplysia*. VI A model of the clock, differential sensitivity to light and low temperatur pulses.

BOLLIG, I. (1974), Diss. Fachber. Biologie, Tübingen
Zusammenhang zwischen circadianer Rhythmik und Photoperiodismus bei *Pharbitis nil*, Stamm "violett".

BRUCE, V. (1960), in: Biological clocks (ed. A. Chovnik) Cold Spring Harbor Symposia on quantitativ Biology XXV, 29 - 48, Environmental entrainment of circadian rhythms.

BÜNNING, E. (1936), Ber. dtsch. Bot. Ges. 54, 590 - 607
Die endogene Tagesrhythmik als Grundlage der photoperiodischen Reaktion.

- - (1958a), Die physiologische Uhr, Springer Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg

- - (1958b), Biol. Zbl. 77, 2, 141 - 152, Über den Temperatureinfluß auf die endogene Tagesrhythmik, besonders bei *Periplaneta americana*.

- - (1959), Z. f. Naturf. 14b, 1 - 4, Zur Analyse des Zeitsinnes bei *Periplaneta americana*.

- - (1960), in: Biological clocks (ed. A. Chovnik) Cold Spring Harbor Symposia on quantitativ Biology XXV, 249 - 256, Circadian rhythms and the time measurement in photoperiodism.

- - (1973), The physiological clock, circadian rhythms and biological chronometry. Rev. 3rd edition, Springer Verlag, New York, Heidelberg, Berlin.

BÜNNING, E. und I. MOSER (1966), Planta (Berl.) 69, 101 - 110 Responsekurven bei der circadianen Rhythmik von *Phaseolus*.

CAVENEY, S. (1970), J. Insect Physiol. 16, 1087 - 1107, Juvenile hormone and wound modelling of *Tenebrio* cuticle architecture.

CHANDRASHEKARAN, M. K. (1974), J. interdiscipl. Cycle Res. 5, 3 - 4, 371 - 380, Phase shifts in the *Drosophila pseudoobscura* circadian rhythm evoked by temperature pulses of varying durations.

CHANDRASHEKARAN, M. K. and W. ENGELMANN (1973), Z. Naturf. 28c, 11/12, 750 - 753, Early and late subjective night phases of the *Drosophila pseudoobscura* circadian rhythm require different energies of blue light for phase shifting.

- - (1976), Int. J. Chronobiol. 3, 231 - 240, Amplitude attenuation of the circadian rhythm in *Drosophila* with light pulses of varying irradiance and duration.

CHANDRASHEKARAN, M. K.; A. JOHNSSON; W. ENGELMANN (1973), J. comp. Physiol. 82, 347, Possible "dawn" and "dusk" roles of light pulses shifting the phase of circadian rhythm.

CORNWELL, P. B. (1968), Hutchinson & Co LTD, London, The cockroach I, a laboratory insect and an industrial pest.

DAAN, S. and C. S. PITTENDRIGH (1976), J. comp. Physiol 106, 253 - 266, A functional analysis of circadian pacemakers in nocturnal rodents. II. The variability of phase-response-curve.

DE COURSEY, P. J. (1960), Science 131, 33, Daily light sensitivity rhythm in a rodent.

- - (1960), in: Biological clocks (ed. A. Chovnik) Cold Spring Harbor Symposia on quantitativ biology XXV, 49, Phase control of activity in a rodent.

- - (1961), Z. vergl. Physiol. 44, 331 - 354, Effect of light on the circadian activity rhythm of the flying squirrel *Glaucomis volans*.

- - (1964), J. cell. comp. Physiol. 63, 184, Function of a light response rhythm in hamsters.

DINGEL, H.; R. L. CALDWELL and J. B. HALSKELL (1969), J. Insect Physiol. 15, 373 - 378, Temperature and circadian control of cuticle growth in the bug *Oncopeltus fasciatus*.

ENGELMANN, F (1957), Biol. Zbl. 76, 722 - 740, Bau und Funktion des weiblichen Geschlechtsapparates bei der ovoviviparen Schabe *Leucophaea maderae*, und einige Beobachtungen über Entwicklung.

- - (1960), Experientia 16, 69, Hormonal control of mating behaviour in the insect.

ENGELMANN, W. (1969), Z. vergl. Physiol. 64, 111 - 117, Phase shifting of eclosion in *Drosophila pseudoobscura*, as a function of energy of light pulse.

ENGELMANN, W; I. EGER; A. JOHNSSON and H. G. KARLSSON (1974), Effect of temperature pulses on the petal rhythm of *Kalanchoe*: an experimental and theoretical study.

ENGELMANN, W. and M. HEILEMANN (1977), Chronobiologia IV, 2, 109 - 110, Effects of temperature on the circadian rhythm of *Kalanchoe*.

ENGELMANN, W. and A. JOHNSSON (1978), Physiologia Plantarum i. Druck, Attenuation of *Kalanchoe's* petal movement rhythm with light pulses.

ENGELMANN, W.; H. G. KARLSSON and A. JOHNSSON (1973), Intern. J. of Chronobiol. Vol. 1, 147 - 156, Phase shifts in the *Kalanchoe* petal rhythm caused by light pulses of different duration. A theoretical and experimental study.

ENGELMANN, W. and J. MACK in Vorb., Different Oscillators control the circadian rhythm of eclosion and activity in *Drosophila*.

ENRIGHT, J. T. (1965), in: Circadian Clocks (ed. J. Aschoff), North Holland Publishing Co, Amsterdam, 112 - 124, Synchronisation and ranges of entrainment.

- - (1976), J. comp. Physiol. A 107, Plasticity in an isopod clockwork shaking shapes form and affects phase and frequency.

ERKERT, H. G. (1969), Z. vergl. Physiol. 64, 37 - 70, Die Bedeutung des Lichtsinnes für Aktivität und Raumorientierung der Schleiereule (*Tyto alba guttata* BREHM)

ESKIN, A. (1971), in: Biochronometry (ed. M. Menaker) Nat. Acad. Sci., Washington, Some properties of the system, controlling the circadian activity rhythm of sparrows.

GIESE, A. C. (1963), Cell Physiology, 2nd Edition, W. B. Saunders Company, Philadelphia.

GUNN, D. L. (1940), J. exp. Biol. 17, 267 - 277, Daily rhythm of activity of the cockroach *Blatta orientalis*

HAMM, U; M. K. CHANDRASHEKARAN; W. ENGELMANN (1975), Z. Naturf. 30c, 240 - 244, Temperaturesensitive events between photoreceptor and circadian clock?

HARKER, J. E. (1956), J. exp. Biol. 33, 224 - 234, Factors controlling the diurnal rhythm of activity of *Periplaneta americana* L

HOFFMANN, K. (1968), Z. vergl. Physiol. 58, 225 - 228, Synchronisation der circadianen Aktivitäts-Periodik bei Eidechsen durch Temperaturcyclen verschiedener Amplitude.

- - (1969a), Z. vergl. Physiol. 62, 93 - 110, Zum Einfluß der Zeitgeberstärke auf die Phasenlage der synchronisierten circadianen Periodik.

- - (1969b), Oecologia (Berl.) 3, 184 - 208, Die relative Wirksamkeit von Zeitgebern.

HOFMANN, K; M. GÜNDEROTH-PALMOWSKI; G. WIEDENMANN; W. ENGELMANN (1978), Z. Naturf. 33c, 231 - 234, Further evidence for period-lengthening effect of Li^+ on circadian rhythms.

v. HOLST, E. (1939), Ergebn. Physiol. 42, 228 - 306, Die relative Koordination als Phänomen und als Methode zentralnervöser Funktionsanalyse.

HONEGGER, H. W. (1967), Z. vergl. Physiol. 57, 244 - 262, Zur Analyse der Wirkung von Lichtpulsen auf das Schlüpfen von *Drosophila pseudoobscura*.

JACOBSON, M.; M. BEROZA; W. A. JONES (1963), Science 132, 1011 - 1012, Isolation, identification and synthesis of the sex attractant of gypsy moth.

JOHNSSON, A. (1977), in: Biophysik ein Lehrbuch (Hrsg.: W. Hoppe, W. Lohmann, H. Markl, H. Ziegler), Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, Zur Biophysik biologischer Oszillatoren.

KAISER, H.; U. LEHMANN (1975), J. comp. Physiol. 96, 1 - 26, Tidal and spontaneous activity patterns in fiddler crabs. II Stochastic models and simulations.

KARLSON, P.; A. BUTENAND (1959), Ann. Rev. Entomol. 7, 39 - 58, Pheromones (Ektohormones) in Insects.

KRAMM, K. R. (1976), J. interdiscipl. Cycle Res. 7, 2, 127 - 138, Phase control of circadian activity in antilope ground squirrel

KRISTENSEN, B. I. (1966), J. Insect Physiol. 12, 173 - 177, Incorporation fo Tyrosine into the rubber-like cuticle of locusts studied by autoradiography.

LEHMANN, U.; D. NEUMANN; H. KAISER (1974), J. comp. Physiol. 91, 187 - 221, Gezeitenrhythmische und spontane Aktivitätsmuster von Winkerkrabben. I Ein neuer Ansatz zur quantitativen Analyse von Lokomotionsrhythmen.

LIPTON, G.R. and D. J. SUTHERLAND (1970a), J. Insect Physiol. 1555 - 1566, Activity rhythms in the american cockroach, *Periplaneta americana*.

- - (1970b), J. Insect Physiol. 16, 1757 - 1767, Feeding rhythms in the american cockroach, *Periplaneta americana*.

LOHER, W. (1972), J. comp. Physiol, 79, 173 - 190, Circadian control of stridulation in the cricket *Teleogryllus commodus* WALKER

- - (1974), J. Insect Physiol. 20, 1155 - 1172, Circadian control of spermatophore formation in the cricket *Teleogryllus commodus* WALKER

LOHMANN, M. (1966), Experientia 22, 340, Der durch circadiane Frequenzänderung entstehende Fehler bei der Bestimmung von Phasenverschiebungen.

- - (1967a), Experientia 23, 788, Ranges of period length.

- - (1967b), Biol. Zbl. 86, 5, 623 - 628, Richtungstendenzen bei circadianen Frequenzänderungen.

MAIER, R. W. (1973), J. interdiscipl. Cycle Res. 4, 2, 125 - 135, Phase shifting of the circadian Rhythm of eclosion in *Drosophila pseudoobscura* with temperature pulses.

MARTIN, W.; U. KIPRI; K. BRINKMANN (1977), EDV in Medizin und Biologie 8, 3, 90 - 94, TIMESDIA - ein interaktives Programm zur Analyse periodischer Zeitreihen.

MENZEL, R.; K. MOCH; G. WLADARZ und M. LINDAUER (1969), Biol. Zbl. 88, 61 - 67, Tagesperiodische Ablagerungen in der Endokutikula der Honigbiene.

MEYER, E.; D. GUICKING (1974), Fr. Vieweg & Sohn, Braunschweig, Schwingungslehre

MOHR, H.; G. SCHOSER (1960), Planta 55, 143 - 152, Eine mit Xenonbögen ausgerüstete Interferenzanlage für kurzwellige sichtbare und langwellige ultraviolette Strahlung.

MOSER, I. (1962), Planta 58, 199 - 219, Phasenverschiebungen der endogenen Tagesrhythmik bei *Phaseolus* durch Temperatur- und Lichtintensitätsveränderungen.

MOTE, M. J.; T. H. GOLDSMITH (1970), J. exp. Zool. 173, 137 - 146, Spectral sensitivities of color receptors in the compound eye of the cockroach *Periplaneta*.

NEVILLE, A. C. (1963a), Oikos 14, 1 - 8, Daily growth layers for determing the age of grasshopper populations.

- - (1963b), Acta physiol. scand. 59, suppl. No. 213, Daily growth zones in insect skeleton

- - (1963c), J. Insect Physiol. 9, 177 - 186, Daily growth layers in locust rubberlike cuticle, influenced by external rhythm.

- - (1965), Quart. J. micr. Sci. 106, 4, 315 - 325, Circadian organization of chitin in some insect skeleton.

- - (1967a), Adv. Ins. Physiol. 4, 213 - 286, Chitin orientation in Cuticle and its control.

- - (1967b), Biological Reviews 42, 421 - 441, Daily growth layers in animals and plants.

- - (1967c), J. Cell. Sci. 2, 273 - 280, Factors affecting the tertiary structure of resilin in locusts

- - (1975), Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Zoophysiology and Ecology 4/5, Biology of the arthropod cuticle.

NISHIITSUTSUJI-UWO,J; S. F. PETROPULOS; C. S. PITTENDRIGH (1967), Biol. Bull. 133, 3, 679 - 696, Central nervous system control of circadian rhythmicity in the cockroach. I. Role of the pars intercerebralis.

NISHIITSUTSUJI-UWO,J. S. F. PITTENDRIGH (1968a), Z. vergl. Physiol. 58, 14 - 46, Central nervous system control of circadian rhythmicity in the cockroach. III. The optic lobe, locus of driving oscillation.

- - (1968b), Z. vergl. Physiol. 58, 1 - 13, Central nervous system control of circadian rhythmicity in the cockroach. II. Pathway of the light signals that entrain the rhythm.

OLTMANNS, O. (1960), Planta (Berl.) 54, 233 - 264, Über den Einfluß der Temperatur auf die Tagesrhythmik und die Blühinduktion bei der Kurztagpflanze *Kalanchoe blossfeldiana.*

PAVLIDIS, TH. (1968), in: Lectures in Mathematics in the Life-Sciences I (ed. M. Gerstenhaber), Providence, Rhode Islands American Mathematical Society, Studies on biological clocks: A model for the circadian rhythm of nocturnal Organisms.

PITTENDRIGH, C.S. (1958), Symposium on Perspectives in marine Biology, Berkeley, Calif., Univ. of Calif. Press, Perspective in the study of biological clocks.

- - (1960), in: Biological Clocks (ed. A. Chovnik), Cold Spring Harbor Symposia on quantitativ Biology XXV, 159 - 184, Circadian rhythms and the circadian organization of living systems.

- - (1965), in: Circadian clocks (ed. J. Aschoff), 277 - 297, On the mechanism of the entrainment of a circadian rhythm by light cycles.

- - (1966), Z. Pflanzenphysiol. 54, 275 - 307, The circadian oscillation in *Drosophila pseudoobscura* pupae: a model for the photoperiodic clock.

- - (1974), in: The neurosciences, third study program (eds. F. O. Schmitt, F. G. Warden), Cambridge Mass. MIT-Press, 437 - 458, Circadian oscillations in cells and the circadian organisation of multicellular systems.

PITTENDRIGH, C. S. and V. G. BRUCE (1957), in: Rhythmik and synthetic processes in growth (ed. D. Rudnick), Princeton, Princeton Univ. Press, 239 - 268, An oscillator model for biological clocks.

PITTENDRIGH, C. S.; V. G. BRUCE; P. KAUS (1958), Proc. nat. Acad. Sci. USA 44, 9. 965 - 973, On the significance of transients in daily rhythms.

PITTENDRIGH, C. S. and P. C. CALDEROLA (1973), Proc. nat. Acad. Sci. USA 70, 9, 2697 - 2701, General homeostasis of the frequency of circadian oscillations.

PITTENDRIGH, C. S. and S. DAAN (1974), Science 186, 548 - 550, Circadian oscillations in rodents: a systematic increase of their frequency with age.

PITTENDRIGH, C. S. and D. H. MINIS (1964), Am. Naturalist. 98, 261 - 294, The entrainment of circadian oscillations by light and their role as photoperiodic clock.

RENCE, B. and W. LOHER (1975), Science 190, 385 - 387, Arrhythmically singing crickets, thermoperiodic re-entrainment after bilobectomy.

RENSING, L. (1973), Biologische Rhythmen und Regulation, G. Fischer Verlag, Stuttgart.

ROBERTS, S. K. (1960), J. cell. and comp. Physiol. 55, 99 - 110, Circadian activity in cockroaches: I. The freerunning rhythm in steady-state.

- - (1962), J. cell. and comp. Physiol. 59, 2, 175 - 186, Circadian activity rhythms in cockroaches: II. Entrainment and phase shifting.

- - (1965), Science 148, 958 - 959, Photoreception and entrainment of cockroach activity rhythms.

- - (1974), J. comp. Physiol. 88, 21 - 30, Circadian rhythms in cockroaches. Effects of optic lobe lesion.

SAUNDERS, D. S.; E. J. THOMSON (1977), Nature 270, 241 - 243, "Strong" Phase response curve for the circadian rhythm of locomotor activity in a cockroach (*Nauphoeta cinerea*)

SCHREMPF, M. (1975), Diss. Fachber. Biologie, Tübingen, Eigenschaften und Lokalisation des Photorezeptors für phasenverschiebendes Störlicht bei der Blütenblattbewegung von *Kalanchoe blossfeldiana* (v. POELLN).

SOKOLOVE, P. G. (1975), Brain Research 87, 13 - 21, Lokalisation of the cockroach optic lobe circadian pacemaker with microlesions.

SOKOLOVE, P. G. and W. LOHER (1975), J. Insect Physiol 21, 785 - 799, Role of eyes, optic lobes, pars intercerebralis in locomotory and stridulatory circadian rhythms of *Teleogryllus commodus*.

WALTER, B. (1958), Biol. Zbl. 77, 1, 63 - 104, Untersuchungen am Belichtungspotential des Komplexauges von *Periplaneta* mit farbigen Reizen und selektiver Adaptation.

WEVER, R. (1962), Kybernetik 1, 4, 139 - 154, Zum Mechanismus der biologischen 24-Stunden Periodik.

- - (1965), in: Circadian Clocks (ed. J. Aschoff), North Holland Publishing Co, Amsterdam, 47 - 63, A mathematical model for circadian rhythms.

- - (1967), Z. vergl. Physiol. 56, 111 - 128, Über die Beeinflussung der circadianen Periodik des Menschen durch schwache elektromagnetische Felder.

- - (1973), Umschau 73, 18, 551 - 558, Hat der Mensch nur eine "innere Uhr"?

- - (1975), Die Naturwissenschaften 62, 9, 443 - 444, Autonomous circadian rhythms in man, singly versus collectively isolated subjects.

WIEDENMANN, G. (1977a), J. interdiscipl. Cycle Res. 8, 3 - 4, 378 - 383, Two activity peaks in circadian rhythm of the cockroach *Leucophaea maderae*.

- - (1977b), Z. Naturf. 32c, 464 - 465, Weak and strong phase shifting in the activity rhythm of *Leucophaea maderae* (Blaberidae) after light pulses of high intensity.

WINFREE, A. T. (1970a), J. theor. Biol. 28, 327 - 374, Integrated view of resetting a circadian clock.

- - (1970b), in: Lectures on mathematics in life sciences II (ed. M. Gertenhaber) Providence, Rhode Islands, American Mathematical Society, The temporal morphology of a biological clock.

- - (1973), J. comp. Physiol. 85, 105 - 140, Resetting the amplitude of *Drosophila* circadian chronometer.

- - (1975), Nature 253, 5490, 315 - 319, Uncloclike behaviour of biological clocks.

WHARTON, M. L. and D. R. A. WHARTON (1957), J. Insect Physiol. 1, 229 - 239, Production of sex attractant substance and of oothecae by the normal and irridiated american cockroach *Periplaneta americana*.

WOBUS, U. (1966a), Z. vergl. Physiol. 52, 276 - 289, Der Einfluß der Lichtintensität auf die Resynchronisation der circadianen Laufaktivität der Schabe *Blaberus craniifer* BURM. (Insecta, Blaberidae).

- - (1966b), Biol. Zbl. 85, 3, 305 - 323, Der Einfluß der Lichtintensität auf die circadiane Laufaktivität der Schabe *Blaberus craniifer* BURM. (Insecta, Blaberidae)

ZELAZNY, B. and A. C. NEVILLE (1972), J. Insect Physiol. 18, 1967 - 1979, Endocuticle layer formation controlled by non-circadian clocks in beetles.

ZIMMER, R. (1962), Planta (Berl.) 58, 283 - 300, Phasenverschiebung und tagesperiodische Blütenblattbewegungen von *Kalanchoe blossfeldiana*.

ZIMMERMAN, W. F.; C. S. PITTENDRIGH; T. PAVLIDIS (1968), J. Insect Physiol. 14, 669 - 684, Temperature compensation of circadian oscillation in *Drosophila pseudoobscura* and its entrainment by temperature cycles.

G Anhang

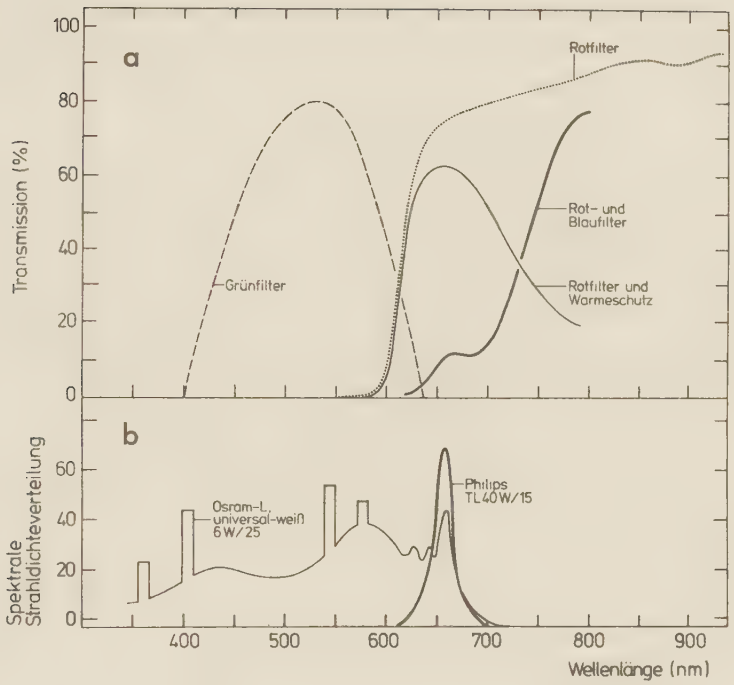


Abb. G 1a+b
Die Transmission der benutzten Filter (a) und die spektrale Strahldichteverteilung der benutzten Leuchtstoffröhren (b). Abszisse: Wellenlänge des Farblichts; Ordinate: a Durchlässigkeit der Farbfilter, b spektrale Strahldichteverteilung.

Zur Berechnung des Q_{10}

Der Q_{10} ist der Faktor, mit dem die Reaktionsgeschwindigkeit ansteigt, wenn die Temperatur sich um 10°C erhöht. Er wird berechnet nach der van't-Hoff-Gleichung

$$Q_{10} = \left(\frac{K_2}{K_1} \right)^{10 (t_2 - t_1)} \qquad \text{oder}$$

$$\log Q_{10} = \frac{10}{t_2 - t_1} \cdot \log \frac{K_2}{K_1}$$

wobei K_2 die Reaktionsrate (in unserem Falle die Frequenz) bei der Temperatur t_2 und K_1 die Reaktionsrate bei der Temperatur t_1 ist.

(aus Arthur C. GIESE 1963)

Zur Zeitreihenanalyse mit TIMESDIA

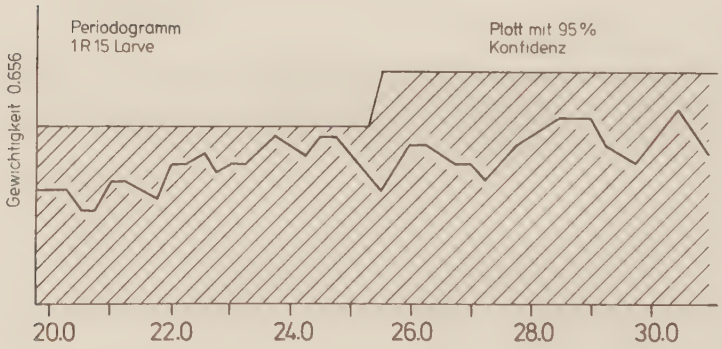


Abb. G 2
Abszisse: Periode
Ordinate: Spektraldichte

Das Larven-Aktogramm von Abb. C I 1a enthält - wie das Periodogramm (Abb. G 2) zeigt - im circadianen Bereich keine signifikante Periodenlänge. Es sind folgende Komponenten mit geringer Signalenergie vorhanden:
11,6 Std. (6%); 19,9 Std. (8%); 21,6 Std. (7,5%); 23,7 Std. (5,5%); 28,4 Std. (12,6%).

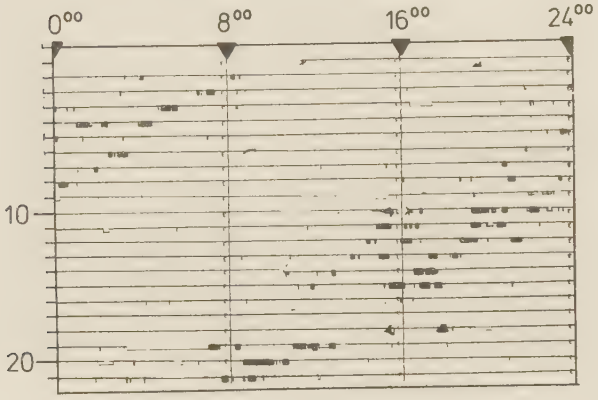


Abb. G 3

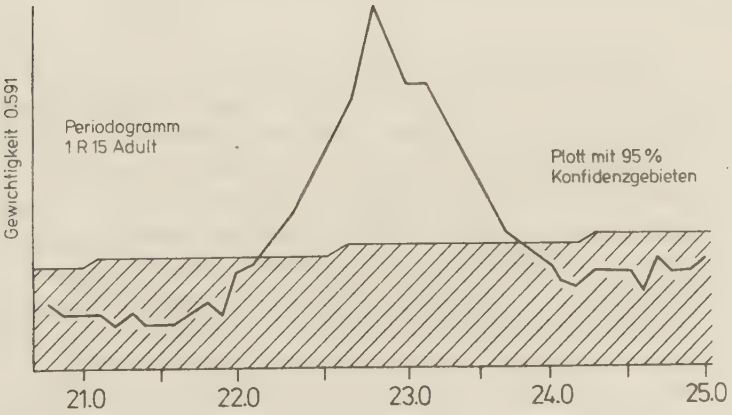


Abb. G 4
Abszisse: Periode
Ordinate: Spektraldichte

Das in Abb. G 3 abgebildete Aktogramm von demselben Tier im RR *nach* der letzten Häutung enthält die Periodenlänge von 22,9 Std. mit einer Signalenergie von 42%. Abb. G 4 zeigt das dazugehörige Periodogramm.

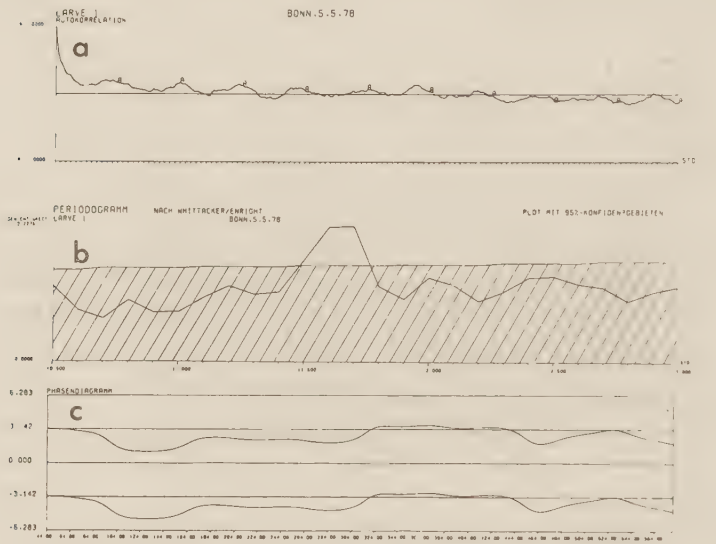


Abb. G 5a-c

Für das Aktogramm von Abb. C I 1c zeigt die Autokorrelation (Abb. G 5a) eine Schwingung. Das Periodogramm gibt die Periodenlänge mit 11,65 Std. an (Abb. G 5b). Jedoch ist dieser Rhythmus nicht stabil und durchgehend im Datensatz vorhanden, es gibt Sprünge, was im Phasendiagramm der komplexen Demodulation (Abb. G 5c) angezeigt ist. Koordinaten: a Abszisse: Stunden, Ordinate: Korrelationskoeffizient; b Abszisse: Periodenlänge, Ordinate: Spektraldichte; c Abszisse: fortlanfende Stunden im Aktogramm, Ordinate: Phasenlage.

LEBENSLAUF

Name:	Gottfried Reinwald Wiedenmann
Geboren:	10.8.1946
Eltern:	Hermann Wiedenmann und Lotte geb. Selle
Schulbesuch:	1953 - 1957 Volksschule Grießstr. 101 in Hamburg 26 1957 - 1966 Kirchenpauer-Gymnasium, Hammer Steindamm 129 in Hamburg 26
Reifeprüfung:	19.1.1966
Wehrpflicht:	1966 - 1967
Studium:	WS 1967/68 - WS 1970/71 Universität Tübingen SS 1971 - WS 1972/73 Universität Göttingen
Prüfungen:	23.4.1970 Vordiplom in Biologie 29.5.1973 Diplom in Biologie
Dissertation:	Seit Mai 1973 am Institut für Biologie I, Universität Tübingen, unter Anleitung von Universitätsdozent Dr. Wolfgang Engelmann mit dem Thema: Eigenschaften von zwei Tagesrhythmen bei Schaben der Arten *Leucophaea maderae* (FABRICIUS) und *Blaberus fuscus* (BURMEISTER)
Tätigkeiten:	Seit 1973 Beteiligung an der Durchführung von Seminaren und Praktika über Biorhythmen, 11 Monate wissenschaftlicher Mitarbeiter (DFG) am Institut für Biologie I.

Ich studierte bei:

In Biologie:	Amelunxen, Ammermann, Ax, Bentrup, Birukow, Bünning, Chandrashekaran, Engelmann, Fischer, Funke, Grahle, Grell, Hager, Hardeland, Harder, Hurka, Leibenguth, Mägdefrau, Metzner, Mickoleit, Möhres, Neuweiler, Rensing, Schwartz, Schwemmle, Seitz, Walter, Zetsche, Zimmermann
In Geologie:	Einsele, Groß, Lodemann, Schönenberg, Seilacher, Westphal
In Chemie:	Krauss, Richtering, Rieker, Rüdorff, Ziechmann
In Physik und Mathematik:	Guicking, Hund, Kleinpoppen, Krüger, Schroeder, Schweizer, Seiler